Zur Phylogenie der Geschlechtsbestimmungsweise bei Bienen.

Zugleich ein Beitrag zur Erforschung der Parthenogenese sowie der Stammesgeschichte der Bienen.

Von

Ludwig Armbruster, Freiburg i. Br.

Mit Tafel 15 und 6 Tabellen.

Inhaltsübersicht.

Die Fragestellung.

Die experimentelle Biologie, Cytologie und Mendel-Forschung haben zur Erkenntnis der geschlechtsbestimmenden Ursachen so viele, aber auch so verschieden klingende Ergebnisse zutage gefördert, daß der, welcher eine einheitliche Beantwortung dieser allgemein interessierenden Frage erwartet hätte, sich enttäuscht sehen muß. Fruchtbar dürfte darum folgende Fragestellung sein: läßt es sich wahrscheinlich machen, daß verschiedene Geschlechtsbestimmungsweisen, darunter insbesondere solche von ganz aberranter Art, wie sich innerhalb einer engeren, systematischen Gruppe finden lassen, auf einen gemeinsamen, ursprünglichen Geschlechtsbestimmungs-Typus zurückführbar sind, oder läßt sich gar zeigen, in welcher Weise sich die verschiedenen Abänderungen am wahrscheinlichsten vollzogen haben?

Es muß z. B. befremden, daß der bekannte und trotz aller Angriffe — bei vorsichtiger Fassung — unanfechtbare Bestimmungstyp der Honigbiene (Hymenopteren-Typus R. Hertwig): „unbefruchtete Eier ergeben Männchen, befruchtete normalerweise Weibchen“ einerseits im Tierreich nicht selten ist, andererseits aber nicht einmal für alle Bienen, geschweige denn für alle Hymenopteren gilt. Sodann muß es wünschenswert sein, daß man gerade in diesem Fall, nicht nur weil er ein klassischer, sondern in vereinzelten Punkten ein noch tatsächlich dunkler, jedenfalls aber heißumstrittener ist, einige Klarheit über seine mutmaßliche Entstehung gewinnt. Vielleicht wird dabei auch von einer interessanten Seite aus einiges Licht fallen auf die Entstehung des nützlichsten Insectenstaates, auf die Stammesgeschichte der Bienen, auf einige strittige Punkte der vielbeachteten Apidenbiologie hinsichtlich der Entstehung von Parasitismus und Sozialismus, sodann auf sehr allgemeine Fragen, wie die nach Ursprung und Sinn der Parthenogenese, soweit man Schlüsse ziehen kann aus deren mannigfacher Ausbildung und mutmaßlichen Veränderung innerhalb einer geschlossenen, aber vielseitig angepaßten Tiergruppe.

1. Kap. Die Geschlechtsbestimmung bei der Einsiedlerbiene *Halictus*.

Eine Ausnahme von der sonst bei Bienen üblichen Geschlechtsbestimmungsweise macht die solitäre Biene *Halictus*.

Die erste eingehendere, exakte Darstellung der Geschlechtsverhältnisse bei diesem Bienen„genus“ stammt von J. H. Fabre, also merkwürdigerweise von jenem Forscher, der wegen der vermeintlichen theoretischen Unmöglichkeit der Parthenogenese die Dzierzon-sche Theorie ablehnte. Daß *Halictus* 2 Generationen im Jahre besitzt und daß zeitweise wohl Weibchen, aber keine Männchen zu beobachten sind, wußte man schon früher. Die Angaben Fabre's wurden von Perez 1895 in Zweifel gezogen. Er lehnte das Vorkommen der Parthenogenese wie bei den Bienen so auch bei *Halictus* ab. Seine Beweisführung steht aber auf schwachen Füßen und dürfte durch die folgenden biologisch-statistischen Angaben endgültig widerlegt sein.

Fabre beobachtete in der Nähe von Orange (unteres Rhônetal) unter sehr günstigen Umständen, nämlich sozusagen vor der Haustüre, eine reiche Kolonie von *Halictus cylindricus*. Ferner macht er Angaben über einen „Halicte à six bandes“. Nach Perez, 1895, dem tüchtigeren Systematiker von beiden, handelt es sich im letzteren Fall um *Halictus scabiosae* Rossi (= *Halictus zebrus* Walk.), also nicht etwa um *Halictus sexcinctus*. *Halictus cylindricus* ist synonym mit der heute üblichen Bezeichnung *Halictus calceatus* Scop.

Da freilich nicht alle Angaben Fabre's auf die ausgiebiger beobachteten Verhältnisse des nördlichen Mitteleuropa übertragbar sind, ist eine eingehendere Darstellung nötig.

Ein guter Teil der Geschlechtsbestimmungsfrage läßt sich, so wie es Fabre gemacht und Perez versucht hat, in der Weise beantworten, daß man das Auftreten der Geschlechter feststellt. Die Beobachtungen am Nest (Fabre) sind sehr wünschenswert, aber doch nur als nähere Kontrolle in zweifelhafteren Fällen nötig. Die reichsten genaueren faunistisch-biologischen Angaben fand ich bei dem tüchtigen *Halictus*-Kenner Alfken. Seine Angaben von 1913 gelten für das westliche, die von 1912 für das östlichste, die seines Freundes Wagner 1914 für das mittlere deutsche Flachland. Beiden Forschern, deren Angaben den Hauptteil für die nachfolgende Statistik bilden, stand ein Stab von geschulten Beobachtern zur Seite.

Tabelle 1. Der Generationswechsel bei *Halictus* (dargestellt durch die Flugzeiten).

Erläuterung.

++++++++++++++ bedeutet Flugzeit der Weibchen von der ersten Generation.
◆◆◆◆◆◆◆◆ „ „ „ „ von der zweiten Generation.
⁘⁘⁘⁘⁘⁘⁘⁘ „ „ der Männchen (Herbstgeneration).

Die Zahlen geben die betreffenden Monatsdaten an.
A = Abkürzung für ALFKEN, 1913.
W = „ „ WAGNER, 1914.

Arten	Bemerkungen	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Belege bei
Halictus quadricinctus F.	„außerordentl. selten" (Bremen)				18++++	++5 ⁘	⁘⁘9⁘⁘⁘			ALFKEN, 1913
					4+++++	+++++25	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘7		WAGNER, 1914
				++	+++++	10◆◆	◆◆◆			VERHOEFF, 1897
						8⁘⁘⁘⁘	⁘⁘⁘⁘			
						◆◆	◆◆◆◆			SCHOLZ, 1913
						⁘⁘⁘	⁘⁘⁘⁘⁘			
sexcinctus F.	7. Aug. Receptaculum seminis noch voll Sperma. Brut: alle Stadien					◆◆◆◆	◆◆◆			v. BUTTEL-REEPEN, 1903, p. 25 f.
						⁘⁘⁘⁘⁘	⁘⁘⁘⁘			
scabiosae ROSSI			++	+++++		◆◆◆◆	◆◆			FABRE, 1879
							⁘⁘	⁘⁘⁘⁘⁘	⁘	
						⁘⁘⁘⁘⁘				FRIESE, 1891
					◆	◆◆◆◆	◆			SCHOLZ, 1913
					⁘	⁘⁘⁘⁘⁘	⁘			
rubicundus CHR.	♀ überwintert als Imago?? „♂. 1. Generation einmal von Dr. KRÜGER gefangen" (?)		1+++++++	+++++++	+++++++	++13				ALFKEN, 1913
						15◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆6	
						15⁘⁘	⁘⁘⁘⁘⁘	⁘⁘⁘⁘25		
		30	+++++++	+++++++	++++23	17◆	◆◆◆29			WAGNER, 1914
						15⁘⁘	⁘⁘⁘⁘⁘	⁘⁘8		
			1	+++		25⁘⁘	⁘⁘			„Sp" u. „Se" bei ALFKEN, [1912
						15 Ei	25 Puppe	× Imago		SMITH, 1891², p. 79

maculatus SMITH	„selten“				18++++	++8	◆◆	◆7◆		ALFKEN, 1913
						✣19✣	✣			
				+++++31	+++++	20◆29				WAGNER, 1914
				6++++++	+4		27◆	◆5		„M“ bei ALFKEN, 1912
							✣✣26✣	✣✣		
sexstrigatus SCHENCK			15++	+++++++	+++++++	++10				ALFKEN, 1913
						25◆	◆◆◆◆	◆◆◆25		
						22✣	✣✣16			
	„2. Generation nicht beobachtet“			26++	+++++++	++7				WAGNER, 1914
					✣21	✣				
xanthopus K.	„nur spärlich“		29++	+++++25						ALFKEN, 1913
	„2. Gen. u. ♂ nicht gefangen“ ♂ u. 2. Gen. nicht beobachtet		12++++	++7						WAGNER, 1914
costatulus KCHB.	selten			✣✣21✣	✣					ALFKEN, 1913
nitidus PANZ.				29	+++++++	+++++26				ALFKEN, 1913
				9+++++	+++++++	++++15		6◆9		WAGNER, 1914
								✣21✣	✣	
sexnotatulus NYL.			27++	+++++++	++++++28	1	◆◆◆25			ALFKEN, 1913
						15✣✣	✣✣✣✣	✣✣✣✣	✣6	
					2++4		◆8◆			WAGNER, 1914
								✣✣23✣	✣	
			30	+++++++	++4	16◆◆	◆◆◆27			„M“ bei ALFKEN, 1912
						✣✣	✣6✣			
quadrinotatulus SCHK.	seltner		16++++	+++++++	+++++++	++10				ALFKEN, 1913
						21◆	◆◆◆◆	◆◆◆29		
		30	+++++++	+++++++	+++++++	+3				WAGNER, 1914
						14◆◆	◆◆◆30			
							1✣✣✣	✣✣✣26		

Tabelle 1 (1. Forts.).

Arten	Bemerkungen	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Belege bei
Halictus prasinus SM.					2++++++	++++10		++++13		A
						⁘	⁘⁘⁘ ?			
					++25++					W
zonulus SM.	„reiner Weibchenbau“			2++++++	++++++++	++20				A
	vorgefundene Generation?					25◆	◆◆◆◆	◆◆◆30		
				14++++	+++++++	++++18	9◆◆	◆8		W
						12⁘⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘12		
				6++++++		23⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘⁘26		bei ALFKEN, 1912
leucozonius SCHRK.				2++++++	++++++++	++++19				
						19◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆6	A
						17⁘⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘13	
			6++++++	++++++++	++++++++	++6				
						5◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆18	W
						31⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘⁘26		
				29++	++12					
					4◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆5		„M“ bei ALFKEN, 1912
							2⁘⁘⁘	⁘⁘9		
malachurus K.			26++	++++15		25◆	◆2			A
							12⁘⁘25			
calceatus SCOP. = *cylindricus* F.	späte Var.?	. . . .	. . . . .	◆◆◆◆		++++++++	◆	◆◆◆◆	. . . . .	FABRE, 1879
							⁘	⁘⁘⁘⁘		
	var. rubellus Ev. etwas	29++	+++++++	++++++++	++++++++	++5				
	später als rechts angegeben					7◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆6	A
						11⁘⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘6	
		30	+++++++	++++++++	++++++++	++6				
						10◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆21		W
						15⁘⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘⁘20		
				2++++		14⁘⁘	⁘			bei ALFKEN, 1912

		1	2	3	4	5	6	7	8	
! *quadrinotatus* K.			11++++	++++++++	++++++++	++++14				A
						20◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆13	A
							9❖❖❖	❖❖❖23		A
			26++	+++++++	+++++++	++++12				W
						19◆◆	◆◆◆◆	◆7		W
							2❖❖❖	❖❖❖25		W
							25❖	❖❖❖		bei Alfken, 1912
albipes F.				6++++++	+++++++	+++++25				A
						15◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆6	A
						❖❖	❖❖❖❖	❖❖❖29		A
			23++	+++++++	+++++++	++++15				W
						27◆	◆◆◆◆	◆8		W
						25❖	❖❖❖++	❖❖❖29		W
				12++++	++	29❖	❖❖❖❖			bei Alfken, 1912
				++	+++++++					Verhoeff, 1897, p. 392
frey-gessneri Alfk.				10++++	+++++23	12◆◆	◆7			A
						12❖❖	❖7			A
				29++	+++++++	++4 ◆	◆3◆◆			W
						6◆❖❖	❖❖❖❖	❖2❖❖		W
fulvicornis K.	„1. Gen. viel häufiger als die 2.“		9+++++	+++++++	+++++20	3◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆22		A
						6❖❖❖	❖❖❖❖	❖❖❖❖	❖4	A
		31++	+++++++	+++++++	++1	3◆◆◆	◆6			W
						11❖❖	❖❖❖❖	❖❖❖27		W
semipunctatulus Schck.			++11++			❖31	❖			W
villosulus K.				15++++	+++++++	+++++23				A
					24◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆15	A
					13❖❖	❖❖❖❖	❖❖❖❖	❖❖❖27		A
			7+++++	+++++++	+++++++	++++15				W
						15◆◆	◆◆◆◆	◆◆12		W
						26❖	❖❖❖❖	❖7		W
				19++++	+++++++	+++++23				M bei Alfken, 1912
						16◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆20		M
							6❖❖	❖❖16		M

Tabelle 1 (2. Forts.).

Arten	Bemerkungen	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Belege bei
Halictus brevicornis SCHCK.				22++	++++++++	++++++27				A
						23◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆27		
						◇◇	◇◇◇◇	◇◇◇◇	◇◇13	
				20++++	++++++27		◆◆◆			W
							◇	◇ 7 ◇◇		
				29++				◆◆15		M bei ALFKEN, 1912
							◇◇28◇	◇◇		
rufitarsis ZETT.			9++++++	++++++++	++++++30	30◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆6	A
						22◇◇	◇◇◇◇	◇◇◇◇	◇6	
			3++++++	++++++++	++++++28	13◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆4	W
				30◇	◇◇◇◇	◇◇◇◇	◇◇◇◇	◇◇◇◇	◇6	
intermedius			4++17++				◆5◆			A
minutus K.	„2. Gen., ♂ u. ♀, sehr spärlich"	25++	++++++++	++++++++	++++++30		5◆◆◆	◆◆◆20		A
						31◇	◇◇◇◇	◇◇13		
			13++++	++++++++	++++++++	++++13				W
						9◆◆◆	◆◆13			
					25◇	◇◇◇◇	◇◇◇◇	◇◇21		
nitidiusculus K.			1++++++	++++++++	++++++++	++++++22				A
						25◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆6	
						5◇◇◇	◇◇◇◇	◇◇◇26		
			20++++	++++++++	++++++++	++6	◆◆20◆	◆		W
					1◇◇◇	◇◇◇◇	◇◇◇◇	◇◇23		
				17++++	++++	18◇◇	◇◇◇			bei ALFKEN, 1912
nanulus SCHCK. *rufitarsis* ZETT.?						12◇◇	◇◇◇◇			bei ALFKEN, 1912
			15++++	++++++++	++++++++	++++11				A
						20◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆20		
						30◇	◇◇◇◇	◇◇◇22		
				12++++	++++++++	++7 ◆	◆5			W
							30◇	◇3		

gracilis F. Mor.			16++++	+++++++	+++++++	+++++27				A
						5◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆9	
							6⁘⁘⁘	⁘⁘⁘20		
								⁘	⁘8⁘	W
				5+++++		11⁘⁘	⁘⁘			bei Alfken, 1912
minutissimus K.			16++++	+++++++	++6	31◆	◆8			A
						⁘	⁘8⁘⁘			
				22++	++++12		◆7◆◆			W
					4⁘⁘⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘⁘23		
				12++++	++	17⁘⁘	⁘			bei Alfken, 1912
punctatissimus Schck.			9+++++	+++++++	+++++++	+++++23				
						20◆	◆◆◆◆	◆◆◆23		A
						24⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘6	
			12++++	+++++++	+++++++	++++14	◆	◆9◆◆		W
						⁘	⁘14⁘⁘	⁘		
fasciatus Nyl.				28++	+++++++	++++20				
						30◆	◆◆◆◆	◆13		A
						31⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘16		
	Generation?					20++++	++1			W
						⁘⁘22⁘				
tumulorum L.			8+++++	+++++++	+++++++	++9				
					21◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆16		A
						20⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘⁘27		
		31++	+++++++	+++++++	+++++++	++5				
					29◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆26		W
						11⁘⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘⁘23		
				7+++++	+++++++	++++16				
						27◆	◆◆◆◆	◆◆◆20		bei Alfken, 1912
						13⁘⁘	⁘⁘⁘⁘	⁘⁘16		

Tabelle 1 (3. Forts.).

Arten	Bemerkungen	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Belege bei
Halictus smeathmanellus K.	Generation?					17++++	++++18			A
						❖29❖	❖❖❖❖28			
					29++	+++++++	+++++++	++1		W
						❖20❖	❖❖			
morio		29++	++++++++	++++++++	+++++30					A
					23◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆30		
					16❖❖	❖❖❖❖	❖❖❖❖	❖❖❖❖	❖❖10	
			15++++	+++++29		5◆◆◆	◆◆◆◆	◆8		W
						12❖❖	❖❖❖❖	❖❖❖23		
				25++	+++++++	+++++23				„M“ bei ALFKEN, 1912
						16◆◆	◆◆◆◆	◆◆14		
							27❖	❖❖14		
leucopus K.				12++++	++++++++	+++++27				A
						27◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆13	
						25❖	❖❖❖❖	❖❖❖25		
			15++++	++++++++	++++++++	++16				W
						31◆	◆◆◆22			
						21❖❖	❖❖❖❖	❖❖12		
				22++	+++++++	++++16	6◆◆◆	◆◆20		bei ALFKEN, 1912
						13❖❖	❖❖❖❖	❖❖20		
pauxillus SCHCK.				12++++		19❖❖	❖			bei ALFKEN, 1912

Aus dieser statistischen Zusammenstellung geht unzweifelhaft hervor, 1. daß *Halictus* tatsächlich jährlich mehr als eine Generation besitzt und daß 2. bei einer der beiden Generationen die Männchen fehlen. Daß sie vielleicht stets übersehen worden sind, wegen irgendwelcher biologischer Besonderheit der Männchen, ist auszuschließen, denn die Biologie der Männchen von der folgenden Generation ist wohl bekannt. Fabre hatte zudem schöne Gelegenheit, eine große Zahl der Nester mit der Gesamtbrut zu untersuchen. Er fand bei der einen Generation von *Halictus calceatus* Scop. bei 249 ♀♀ nur ein einziges ♂.

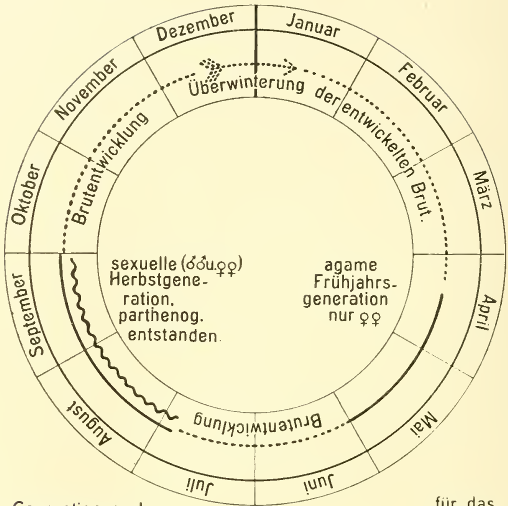
Insbesondere geht aus obigem auch hervor, daß die Männchen der einen Generation nicht etwa das Auftreten der Weibchen von der nächsten Generation erleben, diese also auf keinen Fall befruchten können.

Der Juli ist der Monat, in dem man für die meisten Arten Imagines (die Weibchen) der 1. und 2. Generation fliegend beobachten kann. Die Gefahr der Verwechslung ist nicht besonders groß, denn die frisch ausgeschlüpften Tiere erkennt man sehr leicht: zum Unterschied gegenüber den „abgeflogenen" weisen sie frische Farben, unversehrtes Haarkleid und unzerschlissene Flügel auf. Man kann also selbst dann, wenn, wie auf der Tabelle in mehreren Fällen ersichtlich, die Weibchen der 1. Generation neben den Weibchen der 2. Generation zu beobachten sind (und dies ist, wie zu zeigen sein wird, eine biologische Eigentümlichkeit von *Halictus*), unschwer sich orientieren. Auch abgesehen davon wäre es bei all unseren Erfahrungen über die Lebensdauer fliegender Imagines undenkbar, daß ein Geschlecht, das weibliche, eines Bienengenus reichlich 6 Monate fliegend beobachtet werden kann, während dem anderen Geschlecht, und zwar dem untätigen männlichen, nur 3 Monate (dem einzelnen Individuum natürlich noch wesentlich weniger) zur Verfügung stehen.

Der Fortpflanzungscyclus etwa eines *Halictus calceatus* Scop. = *cylindricus* ist demnach folgender im nördlichen Mitteleuropa (vgl. Tabelle 2). Die ersten (unabgeflogenen!) Weibchen kann man Ende März oder Anfang April beobachten. Sie beginnen alsbald das Brutversorgungsgeschäft. Keine geringe Arbeit erfordert die Herstellung des unterirdisch gegrabenen Nestes.

Eine ausführliche Beschreibung des Nestbaues gab Fabre. Sie findet in anderweitigen Angaben (namentlich Verhoeff, 1897) und meinen Erfahrungen durchaus ihre Bestätigung.

Tabelle 2.



Generationscyclus von **Halictus calceatus Scop.** für das nördliche Mitteleuropa

——— Flugdauer der Weibchen

〰〰 Flugdauer der Männchen

Die ersten Eier können aber von den eben erschienenen Weibchen noch nicht gelegt werden, auch wenn sie schon ein Nest, etwa den Mutterbau, besäßen. Die Beschaffung des Blütenstaubes nimmt in der ersten, blütenärmeren Zeit ziemlich Zeit in Anspruch, zudem wird offenbar auch hier, jedenfalls bei *Halictus quadricinctus*, mit der Anlage und der Versorgung von mehreren Zellen begonnen, bis die Eiablage und zwar deren erster Schub (Verhoeff, 1897) beginnt. Die ersten Eier entwickeln sich sehr langsam bei der rauhen Frühjahrstemperatur, so daß sie selbst gegenüber den erst 1 Monat später gelegten keinen großen Vorsprung in der Entwicklung haben (vgl. Armbruster, 1913 b, tab. 14).

Ende Juli ist die Zeit dieser Frühjahrsweibchen vorüber. Um die Mitte Juli erscheint die Brut, die von ihnen erzeugt worden ist, es sind Weibchen und Männchen, und zwar erscheinen hier

ganz bezeichnend für die Fortpflanzungsbiologie die Männchen nicht deutlich, wenigstens in ihrer Gesamtheit nicht deutlich, vor den Weibchen, ihren Geschwistern. Im Juli, wohl auch noch im August schlüpfen neue weibliche Imagines, immer fort sind aber auch wieder frisch ausgeschlüpfte Männchen zur Stelle, welche offenbar, nach Analogie z. B. von *Osmia cornuta* (direkte Beobachtungen liegen, soweit ich sehe, nicht vor), sofort die frisch ausgeschlüpften Weibchen begatten.[1]) Mitte August, spätestens Ende August mag die gesamte sexuelle (2.) Herbstgeneration, die Nachkommen der Frühjahrsweibchen, ausgeschlüpft sein. Spätestens im August hat diese Herbstgeneration das Fortpflanzungsgeschäft mit der Begattung begonnen. Ob alle Männchen zur Begattung gelangen, ist nicht wahrscheinlich (freilich kennt man keine Zahlen für das Geschlechtsverhältnis), auch ist nicht wahrscheinlich, daß jedes Männchen oder auch nur die Mehrzahl der Begattung erliegt. Wie man bei anderen Solitären und z. B. auch bei *Polistes* (v. Siebold, 1871) die Männchen noch geraume Zeit nach der Hauptbegattungszeit sich herumtreiben sieht, so auch bei *Halictus*. Wem es etwa auffällt, daß die Männchen bis Mitte Oktober anzutreffen sind, der mag bedenken, daß auch den *Halictus*-Weibchen nach Verhoeff (namentlich 1897) ein „langer Lebensabend" nach Beendigung der eigentlichen Brutversorgung vergönnt ist (s. u.).

Die Weibchen unserer sexuellen Herbstgeneration beginnen demnach Nestbau (vielleicht kann ein Teil derselben die Geburtsstätte benützen, eine unscheinbare Frage, jedoch von mannigfachem Interesse), Futtersammeln und Eiablage bald nach der Begattung, wie gesagt, spätestens August. Diese Geschäfte mögen dauern bis tief in den September hinein, so daß man im Oktober sowohl Männchen als auch die jetzt abgeflogenen Herbstweibchen noch fliegend beobachten kann.

Die Hauptfrage lautet nun: welches sind die Entwicklungsdaten der Nachkommen der sexuellen, der Herbstgeneration, wie entwickeln sich die im August/September gelegten Eier der befruchteten Weibchen? Wenig solitäre Bienen legen so spät Eier, und trotzdem überwintert die Brut von einer größeren Zahl als Maden bzw. Puppen. Die Brut der Frühjahrsbienen überwintert zwar als geschlechtsreife und flugfähige Imago,

1) Dies trifft in der Tat zu, wie ich bei *Halictus tetrazonius* Klg. in der Zwischenzeit sehr schön beobachten konnte.

bleibt aber nicht nur im Kokon (soweit ein solcher gesponnen wird), sondern auch in der wohlverschlossenen Zelle verborgen und durchbohrt Kokon und die Zell- und Nestverschlüsse erst, wenn die Paarungszeit, also das Frühjahr (bzw. Sommer) des nächsten Jahres, beginnt. Es wäre darum außerordentlich merkwürdig, wenn normalerweise aus den im Herbst (August/September) gelegten Eiern des *Halictus calceatus* sich Imagines entwickelten, die noch im selben Herbst fliegen. Es finden sich denn auch unter dem reichhaltigen Beobachtungsmaterial von ALFKEN, WAGNER und ihren Mitarbeitern keinerlei derartige Angaben, und ich habe denn auch unter meiner *Halictus*-Ausbeute wohl Männchen, aber keine unabgeflogenen, eben ausgeschlüpfte Weibchen mit spätem Fangdatum.

Es scheint mir darum keineswegs zweifelhaft zu sein, daß die Nachkommenschaft der sexuellen (Herbst-)Generation normalerweise bei uns nicht mehr im selben Herbst erscheint, sondern daß sie zwar mehr oder weniger entwickelt überwintert, aber erst im Frühjahr des nächsten Jahres das Licht der Welt erblickt.[1]) Durchaus unstatthaft scheint mir, und zwar auf Grund der Tabelle, für unsere Breiten von der Mehrzahl der *Halictus*-Arten anzunehmen, daß das befruchtete Weibchen überwintert, indem es, ähnlich wie es bei unseren Wespen und Hummeln geschieht, die Männchen überlebt und im Frühjahr erst die Arbeit beginnt. Für einzelne Arten kann es wohl Ausnahmen geben[2]) (die Einzelheiten s. u.). Kurz, unter den auf der Tabelle von Mitte Juli bis Anfang Oktober verzeichneten Imagines befinden sich nur Tiere der im Juli erscheinenden Herbstgeneration. Diese ist von ihrer Tochtergeneration durch den Winter getrennt, m. a. W., die rein weibliche Frühjahrsgeneration geht jeweils aus der sexuellen Herbstgeneration des Vorjahres hervor, und die rein weibliche Frühjahrsgeneration (1. Generation des Jahres) liefert parthenogenetisch Männchen und Weibchen: die sexuelle Herbstgeneration (2. Generation des Jahres). Jede andere Erklärung für normale Verhältnisse des nördlichen Mitteleuropa scheint mir unmöglich zu sein.

---

1) Diesen Schluß haben inzwischen eigene ausgiebige Beobachtungen aufs schönste bestätigt.

2) Eine in allen Teilen charakteristische Ausnahme macht die südlichere Art *Halictus tetrazonius* KLG. Hier überwintern die befruchteten Weibchen. Auch in anderen Punkten verhält sie sich fast gleich wie die südlichen Arten FABRE's. Sie erweist sich also als sehr lehrreicher Übergangsfall.

Es liegt also bei *Halictus* ein Generationswechsel vor, ein Wechsel zwischen sexueller und agamer Generation. Daß die sexuelle Generation nur Weibchen hervorbringt, ist leicht begreiflich, denn die betreffenden Eier können (wie bei der Mehrzahl der Bienen und einem großen Teil der Hymenopteren) befruchtet sein. Aber überaus merkwürdig ist die unabweisbare Folgerung aus diesen Verhältnissen, daß die Weibchen der Herbstgeneration ganz regelmäßig aus Eiern hervorgehen, die ebensowenig befruchtet sind wie die, aus denen die Männchen, ihre Brüder, hervorgegangen sind. Es kommen nämlich, offenbar ist dies die Regel, die Männchen und Weibchen nicht je aus verschiedenen Nestern der Frühjahrsweibchen, so daß man nicht voraussetzen kann, es gibt unter den Frühjahrsweibchen Männchengebärer und Weibchengebärer, eine Annahme, die (namentlich cytologisch und mendelistisch) leichter zu erklären wäre. Das ist der Geschlechtsbestimmungstypus, der *Halictus*-Typus, der bisher so schlecht in das sich einfügen ließ, was sonst von Bienen bekannt wurde, um so schlechter, als bisher bei den Systematikern *Halictus* keineswegs eine isolierte Stellung zugewiesen bekam, sondern mitten unter den niedrigeren Beinsammlern figurierte.

Doch müssen die obigen Aufstellungen noch insofern gestützt werden, als mehrere Angaben sich finden, die sich mit ihnen scheinbar nur schlecht oder gar nicht in Einklang bringen lassen. Sodann müssen manche erwähnenswerte Einzelheiten der Literatur nachgetragen werden.

Zunächst zu den Resultaten Fabre's. Sein Bericht weicht von der obigen Darstellung in folgenden Punkten ab. Die sexuelle Generation erscheint sehr spät und unter merkwürdigen Verhältnissen, nämlich Ende August. Nur die Männchen fliegen noch aus im gleichen Jahr, die Weibchen fliegen kaum aus, sie würden nach einer Vermutung Fabre's unter der Erde befruchtet, beginnen aber keineswegs die Blumentätigkeit, sondern überwintern zuerst. Die im Frühjahr erscheinenden Weibchen gehören zu den Männchen des Vorherbstes, sie sind darum, obwohl man neben ihnen im Mai, zur Zeit der Frühjahrsarbeit, keine Männchen fangen kann, doch befruchtet. Nach ihrem Verschwinden, durch eine 6wöchentliche Pause, in der man keine Imagines beobachtet, deutlich getrennt, erscheint eine Generation nur aus Weibchen bestehend und tatsäch-

lich unbefruchtet, ihre Flug- und Arbeitszeit ist kurz und umfaßt hauptsächlich den Monat Juli. Deren Nachkommenschaft ist die erwähnte sexuelle, von der die Männchen noch im Herbst fliegen und die Befruchtung vollziehen. Diese beschriebene verspätete Erscheinungsart der sexuellen Generation ist zwar höchst eigenartig für Bienen, für *Halictus* aber nicht von vornherein unwahrscheinlich, ebenso die späte und kurze Flugzeit der agamen Weibchengeneration; wesentliche Widersprüche mit den oben dargestellten nördlicheren Verhältnissen liegen nicht vor, nur scheinen die Phasen des Entwicklungszyklus zeitlich verspätet, wodurch die Tätigkeit der sexuellen Generation sozusagen durch den einbrechenden Winter gestört wird (vgl. Tabelle S. 328 unter *calceatus*).

Vor allem aber wurde auch FABRE 1879 durch seine Beobachtungen zu dem Schlusse genötigt, daß „*Halictus cylindricus*" einen Generationswechsel hat, und FABRE, der zeitweilige Gegner der Parthenogenese, schreibt in schönster Übereinstimmung mit obigem: du concours des deux sexes naissent uniquement des femelles; de la parthenogénèse proviennent à la fois des femelles et des mâles.

Wie aus der Statistik zu ersehen ist, erscheinen bei uns und bei den dort aufgeführten Arten die Weibchen der sexuellen Generation stets an der Seite ihrer Männchen und stets so früh, daß das Brutgeschäft im selben Jahr noch möglich ist.

FRIESE, 1891, dem wir die erste Biologie der solitären Bienen verdanken, schreibt über *Halictus*: „Bei allen Arten erscheinen die Tiere im Hochsommer resp. Herbst, nach der Begattung (es ist also von der sexuellen Generation die Rede) sterben die Männchen und die Weibchen überwintern an geschützten Orten oder in der Erde (Weißenfels, Merseburg), um im nächsten Frühjahre das Brutgeschäft zu beginnen. Bei einer großen Anzahl von Arten erscheint mit dem Juli (f. Deutschland) eine 2. Generation ohne Männchen, die dann parthenogenetisch im August und September wieder Männchen und Weibchen liefert."

Wenn auch in der Hauptsache Übereinstimmung mit obigem besteht, geht doch aus der Tabelle hervor, daß die agame Generation in Deutschland früher fliegt, nämlich um 2 Monate, daß der Juli gerade die *Halictus*-Flugpause aufweist, daß die sexuelle Generation zwar im Hochsommer resp. Herbst erscheint, daß für die Brutversorgungsarbeit der befruchteten Weibchen also sozusagen eher Zeit ist im Herbst als im Frühjahr (mit seiner langsamen Brut-

entwicklung!). Die von Friese ausgesprochene Vermutung, daß die *Halictus*- nebst den *Sphecodes*- und den *Andrena*-Arten wohl gar 3 Generationen haben, hat sich bis jetzt, soviel ich sehe, nicht bestätigt. Fabre's Angaben, die neben der von Fred. Smith (s. u.) die obige Ansicht Friese's beeinflußt haben mögen, sprechen eher dagegen. Sollte sie sich je bestätigen, wäre es interessant, wie die sexuellen und agamen Generationen abwechseln.

Auch anderweitige Angaben der Literatur lassen sich gut in Einklang mit obiger Darstellung des Generationenwechsels bringen. Frederik Smith, dessen Angaben offenbar auf die 50er Jahre zurückgehen (zitiert nach dem Abdruck der „2. Ausgabe" von 1891, p. 78f.), spricht von *Halictus morio*-Weibchen, die von April bis Ende Juni erscheinen, neben denen kein einziges Männchen zu finden ist. Mitte August erscheinen die Männchen, Ende August sind sie im Überfluß vorhanden, 10—12 Tage nachher folgen die Weibchen nach (die Proterandrie wäre danach hier ziemlich deutlich). „Diese fleißigen Geschöpfe beginnen also gleich (immediately) ihre Geschäfte", nämlich ihre Nester zu graben, den Futterball zu bilden und Eier abzulegen. Die Larve frißt 10—12 Tage und wächst dabei rasch; in this state they lay until they changed to the pupa state, when they very shortly became matured. Hierdurch wird meine obige Erklärung vollauf bestätigt, daß das befruchtete Weibchen im Herbst noch das Brutgeschäft vollständig zu Ende führt, also offenbar nicht überwintert. Im offenbaren Gegensatz zu obiger Tabelle, jedoch auch zu seinen eigenen anderweitigen Angaben schließt er aus Entwicklungsdaten, die er bei seiner Aufzucht von *Halictus rubicundus* erhalten hat, daß bei „*Halictus*" die beiden Geschlechter im Herbst erscheinen, daß die Weibchen befruchtet überwintern (being impregnated pass the winter in the perfect state!) und dann ihre Geschäfte erledigen, wie „die Hummeln und Wespen". In dieser Form ist der Schluß sicher falsch; auch für *Halictus rubicundus* ist er nicht richtig.

Smith's Entwicklungsdaten für diese Species sind in der Tabelle eingetragen. Aus der Tabelle ist zunächst zu sehen, daß *Halictus rubicundus* und *H. morio* sich nicht verschieden verhalten, *H. morio* offenbar auch nicht anders als bei uns. Smith hat demnach die sexuelle Generation mit deren Tochtergeneration verwechselt, denn die Tierchen der sexuellen Generation werden nicht erst am 25. August zur Puppe, sondern fliegen schon Mitte Juli fröhlich in

beiden Geschlechtern und pflanzen sich demnach schon Mitte Juli fort, wie es auch nach SMITH die sexuelle Generation von *H. morio* Ende August macht. Das am 15. Juli gefundene Ei ist ein Produkt der sexuellen Generation, nicht ein solches der agamen Generation, die agamen Eier der Weibchen werden schon im April, spätestens Mai gelegt. Während bei FABRE die Angaben über das Überwintern von befruchteten Weibchen offenbar berechtigt sind,[1]) liegt bei SMITH ein offenbarer Fehlschluß vor, der vielleicht gerade bei *H. rubicundus* einigermaßen begreiflich ist. Die agame wie die sexuelle Generation erscheint ausgesprochen früh, die überwinternde Brut (aus der die agame Frühlingsgeneration hervorgeht) wird sich in den warmen Spätsommertagen rasch entwickeln und bald die letzte, die Imagohäutung, erleben (wie SMITH's Angaben es auch bestätigen). Da die *Halictus*-Larven keinen Kokon spinnen, die fertige Imago sich nicht im Kokon eingesperrt sieht, kann es ausnahmsweise wohl vorkommen, daß sie, etwa bei defektem Nest (normalerweise bleibt sie eingesperrt unter dem Zelldeckel) vorzeitig ins Freie gelangt. Gerade von *H. rubicundus* berichtet denn auch ALFKEN, er habe schon „im ersten Frühjahre, im April, mehrfach abgeflogene Weibchen" gefangen. Diese *H. rubicundus*-Weibchen haben also zweifellos als Imagines überwintert. In ähnlich fortgeschrittenem Entwicklungszustand überwintern offenbar viele unserer *Halictus*-Arten, wobei freilich ein Unterschied zu machen ist zwischen Imagines, die etwa im Herbst schon geflogen sind und dann wieder zum Zweck der Winterruhe sich verkrochen haben [so die Hummeln und Wespenweibchen unserer Breiten, vielleicht als seltene Ausnahme. Die *Halictus*-Arten FABRE's, die *H. rubicundus*-Imagines ALFKEN's? FRIESE's?] und solche, die flugfertig, aber stets noch in der Geburtszelle eingeschlossen bei etwaiger Ausgrabung der Nester zu finden sind.

Nicht nur deswegen, um alte Widersprüche zu lösen, wurde auf die Frage, wie überwintert *Halictus*, eingegangen, sondern deswegen, weil wir etwa bei allgemeiner Gültigkeit der SMITH'schen Ansicht: „auch im Frühjahr haben wir stets mit befruchteten Weibchen zu rechnen", weniger sicher sagen könnten, die Brut der Frühjahrsweibchen, speziell die weibliche, entsteht parthenogenetisch. Die Generationen folgen so schon einander hart genug auf dem Fuße nach, so daß jetzt schon übergenug Verwechslungen vorgekommen

1) Vgl. ARMBRUSTER, 1914.

sind. Noch ein anderer Grund war maßgebend. Die wiederholt so bestimmt ausgesprochene Ansicht, die befruchteten *Halictus*-Mütter des Herbstes überwintern wie unsere Hummel- und Wespenmütter, haben offenbar auch tüchtige Biologen, wie etwa Verhoeff, 1892, und v. Buttel-Reepen, 1903, 1915 Anlaß gegeben, einer Beobachtung über überwinternde *Halictus*-Weibchen eine interessante und in der Literatur schon mehrfach wiederholte, aber schwerlich richtige Deutung zu geben, die mit unseren Betrachtungen in indirektem Zusammenhang steht. Verhoeff, 1892, p. 713, berichtet: „Am 13. April 1891 entdeckte ich an einer Hügellehne, unweit der Mündung des Ahrtales, unter einem großen, flachen Steine ein Weibchen des *Halictus morio*, was mich veranlaßte, die Tiefe genauer zu untersuchen. Das merkwürdige Resultat wird durch fig. 9 erhellt. (Ein Nest wird dargestellt mit einem gekrümmt in die Tiefe laufenden Hauptstollen, von dem 4 Seitenstollen ausgehen. Direkt unter dem Stein fanden sich zahlreiche Weibchen (nur Weibchen!) in den Hohlräumen verteilt, besonders dicht in einem der unteren Seitenstollen, L. A.). Die Tierchen waren bereits teilweise durch die Milde des Frühlings emporgelockt, wahrscheinlich auch schon teilweise ausgeflogen, da der Gang (Hauptstollen) offen war, und ich andere *Halictus*-Arten, wie *minutus*, bereits in Tätigkeit fand. Jedenfalls haben wir es hier mit einem rein zum Zwecke der Überwinterung angelegten Neste zu tun, in dem eine gesellige Überwinterung zahlreicher Weibchen stattfindet. Daß es sich hier auch nicht um ein zufälliges Zusammentreffen handelt, geht einmal aus der versteckten Lage des Aufenthaltsortes hervor, sodann aus dem klumpenweisen Zusammensitzen (nur teilweise richtig! L. A.) in einem besonders gegrabenen Gange. Die Tiere halten sich also mit Absicht beieinander, graben vielleicht auch gemeinschaftlich diesen Gang.“ Soweit Verhoeff; v. Buttel-Reepen fügt bei: „Das Zusammentreffen der Tiere im Herbst an der Überwinterungsstelle dürfte aber zweifellos rein zufällig gewesen sein. Wir haben uns zu denken, daß ein Weibchen zuerst die Überwinterungsstelle erkor und den Bau der Winterwohnung begann. Nach und nach sammelten sich dort, von den gleichen Instinkten geleitet, andere Weibchen und ist dann eine gemeinsame Fertigstellung als sehr wahrscheinlich anzunehmen.“

Es dürfte sich meines Erachtens nicht um eine (von einem oder mehreren Weibchen) zum Zweck der Überwinterung gebaute Winterwohnung der *H. morio* handeln. Weibchen, die in der ersten Hälfte

des April erscheinen, haben dies nicht nötig, sie haben von ihrer Mutter schon das Nest, ihre Geburtsstätte, gegraben bekommen und in ihm überwintert und zwar in den einzelnen Zellen, normalerweise offenbar bei intaktem Zelldeckel. Eine Überwinterung von solitären Bienenweibchen, die ähnlich wie Hummel- und Wespenmütter mehr oder weniger im Herbst schon geflogen sind, ist in unseren Breiten zum mindesten sehr selten. Zumal sind solche komplizierte Bauten, eigens zum Zwecke der Überwinterung gegraben, in unseren Breiten unbekannt. Die Erklärung des Befundes dürfte einfacher sein. Entweder, was mir weniger wahrscheinlich [1]) erscheint, es sind befruchtete Weibchen, die im Mutternest überwintern, nicht in „einem rein zur Überwinterung angelegten Nest“ oder der Bau hat das Gelege eines *H. morio*-Weibchens der sexuellen Generation des Vorherbstes geborgen. Den Winter über in den Zellen bis zum Imagostadium entwickelt. aber noch stets eingeschlossen, haben die in Frage stehenden Weibchen etwa Anfang April ihre Zelldeckel durchbohrt — und dadurch die Nestanlage immerhin beträchtlich verändert — und sind wohl auch schon geflogen (wie Verhoeff ebenfalls annimmt), haben sich aber, etwa wegen Ungunst der Witterung oder Mangel an Nahrung usw., wieder ins Nest zurückgezogen, als ihre gemeinschaftliche Ursprungsstätte.

Das Interessante an dem Befund wäre in jedem Falle das durch das gemeinsame Mutternest bedingte anfängliche Zusammenhalten der Jungtiere, was gerade bei *Halictus* begreiflich ist, woraus man aber nicht zu weitgehende Folgerungen abzuleiten braucht. Ob man es bei den Bein- bzw. Schenkelsammler-Bauten mit verlassenen Nestern oder neuerrichteten zu tun hat, ist gar nicht so leicht zu unterscheiden. da die untrüglichsten Anzeichen für verlassene Nester, die Kokonreste, vollständig fehlen, da von unseren Beinsammlern, soweit bekannt, nur *Eucera* einen Kokon fertigt. Der von Verhoeff abgebildete Überwinterungsplatz ist übrigens dem von ihm selbst (1897, fig. V) wiedergegebenen Nest von *H. sexcintus* gar nicht unähnlich. Sehr bemerkenswert, aber nach obigem ganz selbstverständlich ist, daß unter den 16 Individuen (agame Generation!) kein einziges Männchen war!

Wie weit ist innerhalb des Genus *Halictus* der beschriebene Generationswechsel verbreitet? Es wäre an sich

1) Wegen der Entwicklungsdaten des *Halictus morio* bei uns, vgl. Tabelle 332.

keineswegs unmöglich, daß die Fortpflanzungsverhältnisse, wenigstens soweit es sich auch um die Zahl der jährlichen Generation handelt, sich von Region zu Region ändern könnten. Für unsere Mittel-Europa-Arten ist kein sicherer Ausnahmefall bekannt. Obwohl bei den *Halictus*-Arten FABRE's die Daten verschoben erscheinen, ist das Wesentliche des Generationswechsels vollständig unverändert.[1])

Nach obiger Statistik braucht man für die Arten des nördlichen Mittel-Europa keine einzige Ausnahme anzunehmen. Wohl blieb bei einigen Arten, die für das Gebiet der registrierenden Beobachter selten sind, bald eine vollständige Generation, bald das eine Geschlecht einer solchen unbekannt. In keinem Fall aber erscheinen die Männchen in der ersten Hälfte des Jahres, im Frühjahr. Als frühester Termin wird für die Männchen von *H. rufitarsis* der 30. Mai angegeben. Die ersten Weibchen sind aber auch hier noch fast volle 2 Monate früher auf dem Plan.[2])

Das Geschlechtsverhältnis bei *Halictus* ist sicher allen anderen solitären gegenüber ein bemerkenswertes. Die Weibchen überwiegen stark. Eine Generation enthält ja nur Weibchen, und diese Generation ist die numerisch stärkere. Soviel ich sehe, hat ALFKEN zuerst darauf hingewiesen, daß die sexuelle Generation deutlich schwächer ist als die agame. Bei der großen theoretischen, sexologischen wie phylogenetischen Tragweite dieses Umstandes wären genauere Verhältniszahlen freilich erwünscht. Von *H. fulvicornis* K. bemerkt er: „die erste Generation ist viel häufiger als die zweite“, von *H. minutus* K.: „Die Weibchen der zweiten Generation und die Männchen treten sehr spärlich auf“. Wenn FABRE zwar bei der agamen Generation mit größeren Zahlen operiert, so liegt das zunächst daran, daß er diese gründlicher untersuchen mußte. Immerhin gibt VERHOEFF unter den Gelegen der sexuellen Generation neben kleineren auch solche wieder, die mit zu den größten gehören, die von solitären Bienen bekannt geworden sind (vgl. Tabellen bei ARMBRUSTER, 1913a, bes. Tab. 8 u. 10), aber auch er bemerkt dazu: „die Weibchen sind von sehr verschiedener Fruchtbarkeit“. Betrachtet man die sexuelle Generation

1) Ebenso bei *Halictus tetrazonius* KLG., wie ich anderwärts zeige.

2) Die von mir inzwischen beobachtete Ausnahme *H. tetrazonius* hat auch einen ausnahmsweise späten Termin für die Erscheinungszeit der Männchen, nämlich Mitte September.

für sich allein, so geht aus den spärlich bekannt gewordenen Einzelheiten, z. B. aus den Verhoeff'schen, nicht hervor, daß das Geschlechtsverhältnis (Geschlechtsziffer) von dem bei den solitären im großen und ganzen üblichen, nämlich 1 : 1 (100 ♂ auf 100 ♀), wesentlich abwiche.

Die genaue Kenntnis der Geschlechtsverteilung, d. h. der gegenseitigen Lage der Geschlechstiere im Nest und zeitlichen Aufeinanderfolge im Gelege, gibt wichtige Richtlinien bei der Frage nach den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei den meisten Hymenopteren. Bei den solitären Bienen ist der Instinkt ausgebildet, 1. die Eier, aus denen Weibchen hervorgehen (die befruchteten, „weiblichen"), werden in die Zellen hinten im Nest abgelegt, 2) die „weiblichen" Zellen werden besser mit Nahrung versehen (oder, genauer gesagt, in die größeren Zellen mit reichlicherer Nahrung werden die befruchteten Eier gelegt), 3. zuerst werden die weiblichen Eier abgelegt und dann erst die männlichen Eier, 4. unter vielfach natürlichen oder künstlich herbeigeführten Umständen erweist sich (für verschiedene Gruppen unter den Hymenopteren allerdings verschieden deutlich) Regel 2 stärker als Regel 3 und Regel 1 (vgl. Fabre, 1879 und Armbruster, 1913). Regel 2 und einigermaßen auch 3 lassen sich, den veränderten Umständen entsprechend modifiziert, auch noch bei socialen Hymenopteren wieder erkennen, wohl am wenigsten bei den Hummeln (Armbruster, 1914, von der solitären Biene *Allodape* ist hier abzusehen, weil dort Zellbau und Eiablage am aberrantesten sind).

Während diese Regeln im großen und ganzen, also bei allen Apiden, selbst bei den parasitischen, aber auch bei den Fossorien und den Ichneumoniden Geltung haben, gelten sie keineswegs für die Apidengruppe, deren Geschlechtsbestimmungsweise ich als ganz besonders eigenartig nachweisen möchte, zunächst nicht für *Halictus*. Man kann schon zum voraus etwa folgendermaßen schließen. Wenn sich die hier in den 4 Regeln ausgedrückte Geschlechtsverteilungsweise am einfachsten erklären läßt bei der Annahme der Gültigkeit von Dzierzon's Theorie, also im engsten Zusammenhang mit dieser steht, dann werden wir mit Fug und Recht in einem Fall, wo die Dzierzon'sche Theorie nicht gilt, auch eine andere Geschlechtsverteilung erwarten dürfen. Dem ist in der Tat so. Bei *Halictus*, wenigstens bei seinen höheren Arten, ist die eine Frage einfach: hat man das ganze Gelege vor sich? *Halictus*

gibt nämlich deutlich kund, wenn er in seinem Erdnest sein Gelege vollendet hat: er gräbt eine Höhlung um die Gruppe seiner gegrabenen Zellen und hält sich in ihr oder im „Notgang“ (einer Verlängerung des Nesthauptschachtes) gleichsam zum Schutz der Brut auf.[1]) Weniger leicht ist beim fertigen Nest die Frage zu entscheiden: welches sind die ältesten Zellen, und welches Geschlecht wird also zuerst gelegt? Er gräbt nämlich zuerst einen reichlich tiefen Schacht in die Erde hinab, dann an irgendeiner Stelle, keineswegs etwa unten am Ende desselben, werden seitwärts (strahlenförmig nach allen Seiten oder unter Bevorzugung einer Richtung) die einzelnen, schön geglätteten Brutzellen vollendet, und zwar werden, in vielen Fällen sehr deutlich, mehrere Zellen auf einmal begonnen. Später werden in der Nähe des ersten Komplexes nach Bedarf weitere Zellen gegraben. Wie die Zellen gruppenweise fertiggestellt werden, so werden die Eier „schubweise“ (Verhoeff) gelegt. Also weder die gegenseitige Lage (etwa wie bei den hintereinander gereihten Zellen der „Linienbauten“), noch das schön abgestufte Alter der Brut geben uns etwa genauere Auskunft darüber, in welcher Reihenfolge die Zellen mit Eiern belegt worden sind. Man kann demnach, falls man dasselbe Nest später untersucht, wenn die Geschlechter zu erkennen sind (deutlich vom Nymphenstadium ab), nicht nachträglich die Geschlechtsverteilung genauer ermitteln. Die Reihenfolge, in welcher z. B. die Verpuppung, Ausfärbung oder letzte Häutung sich vollzieht, gibt zwar Anhaltspunkte für unsere Frage, man muß aber bedenken, daß die Weibchen mit ihrem voluminöseren Geschlechtsapparat, sodann auch sonst die größeren Tiere sich langsamer entwickeln (Proterandrie bei den Insecten). Auch die Form der Zellen, die Art nämlich, wie sich die jüngeren Zellen an schon vorhandene anlehnen (etwa wie *Chalicodoma*, vgl. Armbruster, 1913b, fig. 1, tab. 11), sagt nichts aus über das Alter der Zellen, da dieselben nicht aus Baumaterial aufgebaut, sondern im Baugrund ausgegraben werden, so daß alle normal ausgebildet sind. Noch weniger belehrt uns die Größe, so daß man etwa in den größeren Zellen die älteren erblicken könnte, wie, nach den obigen Regeln, bei vielen Apiden. Denn ein deutlicher Unterschied in der Größe der Zellen läßt sich nicht feststellen.

Verhoeff bemerkt zwar zu seinen für unsere Frage so wert-

1) Eine eingehendere Beschreibung und Würdigung des *Halictus*-Nestes, namentlich der *Halictus*-„Wabe“, gebe ich an anderer Stelle (vgl. hierzu Taf. 15).

vollen, freilich unter anderen Gesichtspunkten veröffentlichten *Halictus*-Nestern: „Aus den geschilderten Waben ist ferner leicht ersichtlich, daß die männlichen Zellen im ganzen mehr am oberen und die weiblichen mehr am unteren Teil derselben liegen.“ Nur bei einer Figur (fig. 11) ist das der Fall, bei den anderen (fig. 9, 10) dagegen nicht. Auch die Folgerung scheint mir nicht zutreffend zu sein: „die ersteren werden also durchschnittlich früher angelegt und damit hängt dann die tatsächliche Proterandrie zusammen.“ Denn die Proterandrie bei den flugfähigen Tieren wird, wie bei den übrigen Apiden, ja auf dem oben erwähnten Wege der rascheren Entwicklung der Männchen erreicht. Doch fügt der Autor noch einschränkend bei: „trotzdem ist dieselbe (die Proterandrie) nicht so scharf ausgeprägt, daß etwa das erste ♀ erst nach dem letzten ♂ erscheint. Vielmehr entwickeln sich die Geschlechter teilweise durcheinander. Von einer geschlechtlichen Trennung der beiden Schübe in den Waben vom 16. Juni kann also ebenfalls nicht immer die Rede sein“ (in diesen Fällen war in der Eiablage eine deutliche Pause eingetreten, L. A.). Mit anderen Worten, es gilt weder die Regel 3 noch etwa ihre Umkehrung (zuerst die Männchen, dann die Weibchen). Während bei den übrigen genannten Hymenopteren die natürlich und künstlich herbeigeführte Geschlechtsverteilung uns zum Schlusse nötigten: auf bestimmte, äußere Umstände, die zu regulieren zum guten Teil sogar in unserer Hand liegt, reagiert die Eierlegerin damit, daß sie in diesem Fall „weibliche“ Eier legt, im anderen „männliche“ (z. B. relativ große Zellen bzw. große Wirtstiere: „weibliche“ Eier, oder relativ kleine Zellen bzw. relativ kleine Wirtstiere: „männliche“ Eier), trifft von all dem bei *Halictus* nichts zu. Die Zellen sind alle gleichgroß, jedes Regulativ fällt fort, die Eiablage ist ganz regellos: nicht zu verwundern, denn das Regulativ ist unnötig. Dort hat es die Eierlegerin, wie uns die Dzierzon'sche Theorie und die Anatomie des Receptaculum seminis lehrt, in der Hand, auf ein bestimmtes Regulativ, z. B. die Zellgröße, bestimmt zu reagieren, hier, wo die Dzierzon'sche Theorie sicher nicht gilt — die Geschlechtstiere wenigstens gehen ja aus der agamen Generation hervor —, können wir uns schwerlich vorstellen, wie die Eierlegerin sollte bestimmt reagieren können, das Regulativ fällt dementsprechend als unnötig weg: wie mir scheint, eine nachträgliche indirekte Probe für die Richtigkeit der Dzierzon'schen Theorie bei der erwähnten ersten Gruppe der Hymenopteren.

Da Zellgröße und Futtermenge miteinander zu- und abzunehmen pflegen, werden wir bei *Halictus* mit seinen gleichförmig großen Zellen nicht gut gefütterte, große Weibchen und knapp gefütterte, den Weibchen an Größe wesentlich nachstehende Männchen erwarten dürfen. In der Tat, die von den übrigen Hymenopteren wohlbekannten Größenunterschiede bestehen hier kaum (vgl. Armbruster, 1913, tab. 11, fig. i, n), nur ist auch hier das Männchen deutlich schlanker, dafür aber in vielen Fällen länger als das Weibchen.

Die agame Generation geht offenbar aus befruchteten Eiern hervor, denn wozu sonst die Männchen und die Begattung? Daß von den nach einer Begattung gelegten, offenbar befruchteten Eiern ein anderes sexuelles Ergebnis erzielt wird als von den sicher nicht befruchteten Eiern, ist bemerkenswert. Das spricht — ganz im Einklang mit den Grundvoraussetzungen der Dzierzon'schen Theorie — für die große Rolle, die bei der Geschlechtsbestimmung die Befruchtung spielt. Das beweist auch, daß z. B. O. Dickel, 1914 der Begattung eine falsche Rolle zugewiesen hat. Er sagt hinsichtlich der Hymenopteren, alle unbefruchteten geben ohne jede Ausnahme Männchen, aber nicht alle befruchteten Eier geben Weibchen. Der Fall *Halictus* stößt beide Sätze zugleich um. Wie mir scheint, besagt er, unter Hymenopteren ist folgendes möglich: alle befruchteten Eier geben Weibchen, aber nicht alle unbefruchteten Eier geben ohne Ausnahme Männchen, oder auch: alle Männchen entstehen aus unbefruchteten Eiern, alle befruchteten Eier ergeben Weibchen.

Alles in allem: die Geschlechtsbestimmungsweise bei der *Halictus*-Gruppe ist in der Tat unter den höheren Hymenopteren in vielfacher Hinsicht eine recht eigenartige. Sie ist nicht nur eigenartig unter den honigeintragenden Stechimmen, den Anthophila oder Blumenwespen; sie ist auch einzig dastehend. Davon in den zwei folgenden Kapiteln.

2. Kap. **Die Geschlechtsbestimmungsweise bei der rätselhaften Biene *Sphecodes*.**

Die Geschlechtsbestimmungsweise bei *Sphecodes* ist offenbar dieselbe wie bei *Halictus*. Es ist schon vor geraumer Zeit darauf aufmerksam gemacht worden, daß bei *Sphecodes* ebenso wie bei

Halictus jährlich mehrere Generationen vorkommen, und ferner, daß wie bei *Halictus* zeitweise, nämlich im Frühjahr, nur Weibchen beobachtet werden, daß also die Entwicklungsweise bei beiden dieselbe ist. So z. B. Smith (1855, zitiert nach dem Abdrucke der „2. Ausgabe" 1891).

Friese schreibt denn auch hierzu in seiner verdienstvollen Apidenbiologie 1891: „Die Thiere erscheinen (allerdings nur Weibchen) im ersten Frühjahr oder besser gesagt erscheinen im Herbste, um nach stattgefundener Begattung und dem Absterben der Männchen nur im weiblichen Geschlecht zu überwintern und bei der ersten Gelegenheit im Frühling sich zum Brutgeschäft zu rüsten. Die Männchen erscheinen am frühesten im Juli. Man findet die Thiere so ziemlich das ganze Jahr hindurch, am seltensten Ende Mai und Juni, am häufigsten im August und eigentlich überall gleichmäßig vertheilt."

Das hierhergehörige Material aus den neueren faunistischen Angaben von Alfken, Wagner und deren Mitarbeitern, sei wiederum statistisch verarbeitet wiedergegeben (s. unten Tabelle 3).

Der Parallelismus zwischen *Sphecodes*-Tabelle und der *Halictus*-Tabelle springt in die Augen.

In der Tat erscheinen auch hier die Männchen erst in der 2. Hälfte des Juli (ausgenommen *Sphecodes reticulatus* 14. Juni, *Sphecodes rubicundus* 24. Mai, *Sphecodes affinis* und *dimidiatus* 30. Juni). Auch hier ist in der 1. Hälfte des Juli eine deutliche *Sphecodes*-Flugpause zu bemerken; die Tiere, die vor dieser Pause fliegen, sind alle weiblich. Es kommt also auch hier eine eingeschlechtliche, agame Frühjahrsgeneration und eine zweigeschlechtliche, eine sexuelle Herbst- (bzw. Spätsommer-)Generation, vor. Bei vereinzelten Arten gibt die Statistik ein weniger klares Bild, es handelt sich aber dabei um ausgesprochen seltene und infolgedessen schwer zu beobachtende Arten.

Eine Ausnahme ist aber wohl für unsere deutschen *Sphecodes*-Arten bis jetzt zu konstatieren: *Sphecodes rubicundus* ist im Herbst nicht gefunden worden, hingegen fanden sich Weibchen und Männchen im Frühsommer.

Nach Alfken gibt es im nördlichen Mitteleuropa 2 Arten, *Sphecodes spinulosus* Hag. und *Sphecodes rubicundus* Hag., die auffallenderweise nur eine Generation haben. Bei diesen erscheinen beide Geschlechter gleichzeitig schon im Frühling, die erstere wurde in Deutschland noch nicht aufgefunden.

Tabelle 3. Der Generationswechsel von *Sphecodes* (dargestellt durch die Flugzeiten).

Erläuterung s. bei Tabelle 1.

Arten	Bemerkungen, Angabe der Wirte	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Belege bei
Sphecodes fuscipennis Germ.	selten			8++++++	+++++25	◆◆	◆◆ob?			Alfken, 1913
	Halictus quadricinctus F.?					23❖❖	❖❖❖❖	❖❖❖22		
				23++++	+++++27	◆◆	?			A. C. W. Wagner, 1914
						❖❖	?			
			24++	++++			6❖❖❖			Alfken, 1912
gibbus L.	*H. rubicundus*			6+++++	+++++++	+++++++	++++13			A, 1913
	H. quadricinctus					20◆◆◆	◆◆13			
						18❖❖	❖❖13			
			15++++	+++++++	+++++++	++++16				W, 1914
						21◆◆	◆◆◆◆	◆8		
						17❖❖	❖❖❖❖	❖❖10		
				5++++++			21❖❖	❖❖		A, 1912
reticulatus Thoms.	*Andrena argentata?*			25++	+++++++	++6				A, 1913
	H. prasinus					8◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆15	
						23❖	❖❖❖❖	❖❖❖28		
				31++	+++++++	++6				W, 1914
						13◆◆◆	◆◆◆◆	◆1		
					14❖❖	❖❖❖❖	❖❖❖❖	❖❖16		
subquadratus Sm.	*H. rubicundus*		8+++++	+++++++	+++++++	+++++++	++++12			A, 1913
	H. zonidus					8◆◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆22		
	H. albipes					19❖❖	❖❖❖❖	❖❖15		
	H. calceatus		19++++	+++++++	+++++29	15◆◆	◆◆◆◆	◆◆◆◆	◆10	W, 1914
							12❖❖	❖❖17		
				11++++	++	25❖	❖❖❖			

Tabelle 3 (Forts.).

Arten	Bemerkungen, Angabe der Wirte	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Belege bei
Sphecodes rubicundus HAG.	selten; „auffallenderweise nur 1 Generation“, ebenso auch *Sph. spinulosus* HAG. Beide Geschlechter schon im Frühjahr. Wirt: *Andrena labialis*		 27++	28++ 24❖ +++++++ 29❖	+++++++ ❖❖20 +++++29 ❖2	++8				A, 1913 W, 1914
pilifrons THOMS.	2. Gen. (♀ u. ♂) spärlich. „1. Gen. sehr häufig.“ Wirt: *Andrena* mit 2 Gen. (ausg. *Andrena drysopyga*), Details		20++++ 19++++ 25++	+++++++ +++++++ +++++	++++++28 +++++30	12◆◆ 25❖ 5◆◆17 24❖	◆◆12 ❖❖13 ❖❖❖❖❖ 8❖❖❖	 ❖5		A, 1913 W, 1914 A, 1912
similis WESM.	2. Gen. (♀ u. ♂) sehr selten Wirt: *H. quadrinotatulus*, *Andrena*-Arten, Details		8+++++ 28++	+++++++ +++++++ 12++	+++++++ +++++++ ++++	+++++27 27❖ +++26 23❖❖	 ❖❖10 6◆◆◆ ❖❖❖31	◆◆ ◆1 ❖❖	◆6 ❖2	A, 1913 W, 1914 A, 1912
crassus THOMS.	selten			24++	+++++++	++10 ◆ ❖	◆◆◆? ❖❖❖?			A, 1913
hyalinatus HAG.	selten *Halictus quadrinotatulus* SCHCK.?		 31++	 +++++++	++++26++ ++++22	++Gener ❖ 14◆◆ ❖❖ 3+++29	ation? ❖10❖❖ ◆◆◆31 ❖❖ ? 21❖	 ❖❖		A, 1913 W, 1914 A, 1912
variegatus HAG.	*Halictus nitidiusculus* K. *H. quadrinotatulus* 2. Gen. (♂ u. ♀ seltener gefangen)		 26++	5+++++ +++++++ 13++++	+++++++ +++++++ ++++	++8 17◆◆ ❖ ++6 15◆◆ ❖❖ 24❖	 ◆◆◆29 ❖9❖❖ ◆6 ❖2❖❖ ❖❖	 ◆◆◆		A, 1913 W, 1914 A, 1912

divisus	selten				14++++	++++17				A, 1913
						20◆31				
						❖20❖	❖			
				25++	+++++++	++	27❖	❖❖		A, 1912
affinis Hag.	wohl *H. leucopus*			16++++	+++++++	++++16	◆1◆			A, 1913
					30❖	❖❖❖❖	❖❖❖❖	❖❖22		
				15++++	+++++++	++++17	2◆3			W, 1914
						27❖	❖❖❖❖❖	❖10		
				23++	++++	26❖	❖❖❖			A, 1912
dimidiatus Hag.	*H. morio* F.		17++++	+++++++	+++++28		3◆◆30			A, 1913
					30❖	❖❖❖❖	❖❖❖❖	❖❖15		
				2+++	++++++++	++4				W, 1914
						13◆◆	◆1			
						❖	❖2❖❖			
				1+++		26❖	❖❖			A, 1912
marginatus Hag.	wohl *H. fulvicornis*			6+++++	+++++++	++++10				A, 1913
						27◆	◆			
						25❖	❖❖❖❖	❖❖❖22		
puncticeps Thoms.	wohl *H. fulvicornis, nitidiusculus, quadrinotatulus*		9+++++	+++++++	+++++20		3◆◆◆	◆◆15		A, 1913
						25❖	❖❖❖❖	❖❖❖22		
				8+++++	+++++27		18◆◆	◆◆20		W, 1914
						20❖❖	❖❖12			
				13++++	++	20❖❖	❖❖			A, 1912
longulus Hag.	selten				1++++29					A, 1913
					7◆◆◆	❖18❖				
			26++	+++++31			◆◆16◆			W, 1914
						❖❖	❖ ?			
niger Hag.	selten ob 2. Gen.? *H. gracilis?*				I. od. II.	Gen.?				
					1++++23					A, 1913
						12❖❖22				
						24❖	❖❖10			W, 1914

Aus der Tabelle geht aber in ähnlicher Weise wie oben für *Halictus* hervor, daß die Weibchen der sexuellen Generation offenbar noch im selben Jahr, in dem sie (schon von Mitte Juli an) fliegen, auch ihre Brutgeschäfte verrichten. Was überwintert, ist auch hier offenbar die Brut, die Nachkommenschaft der sexuellen Generation, d. h. die agamen Weibchen, die sich wahrscheinlich im Geburtsherbste noch in den verschlossenen Zellen bis zur letzten Häutung (Imagostadium) entwickeln, aber erst im Frühjahr als die Frühlingsweibchen das Tageslicht erblicken. In diesem Sinne kann man von „überwinternden Frühlingsweibchen“ (Alfken, 1913) reden.

Hingegen werden wie Smith's so auch Friese's Angaben und Vermutungen schwerlich für unsere Breiten allgemein bestätigt[1]), die Vermutungen, daß, wie bei *Halictus* „wahrscheinlich auch bei *Sphecodes*“ folgendes stattfindet: „Sobald die von den überwinternden Weibchen hinterlassene Brut zur Entwicklung gelangt, zeigen sich nur Weibchen; es wechselt das Erscheinen dieser Brut nach den einzelnen Orten von Juni bis Juli. Diese isoliert (also ohne Männchen) lebenden Weibchen erzeugen dann eine sich vielleicht parthenogenetisch entwickelnde Brut, die im August resp. September wieder Männchen und Weibchen ergibt. Es ist hier in bezug auf die einzelnen Arten noch vieles klar zu stellen, da erstlich deren Zahl eine große ist und zweitens die im Frühjahr erscheinenden Arten und die sommerlichen Formen auch variieren, also bisher als verschiedene Arten beschrieben zu sein scheinen.“

Wenn auch weitere Beobachtungen zur Sache nur erwünscht sein können, so dürfte eine befriedigende Klarstellung inzwischen erfolgt sein, namentlich in systematischer Hinsicht über die gegenseitige Zugehörigkeit der Frühjahrs- und Sommergenerationen, aber auch in biologischer Hinsicht über die Frage 1. wer überwintert, 2. fliegt die 2. Generation in der zweiten Jahreshälfte so lange Zeit, daß die Weibchen ohne überwintern zu müssen, ihre Brutgeschäfte abwickeln können? Demnach dürfte auch hier männchen- und weibchenerzeugende Parthenogenese nicht „vielleicht“, sondern offenbar vorkommen.

Die Frage der Geschlechtsziffer, der Geschlechtsverteilung und deren Gründe kann hier noch nicht angeschnitten werden, da die Brutversorgungsweise von *Halictus* erst unten behandelt wird.

1) Vereinzelte Ausnahmen wird es wie bei *Halictus* geben, z. B. *Sphecodes rubicundus*.

In der Hauptsache ist aber die Geschlechtsbestimmungsweise von *Sphecodes* in bezeichnender Weise ebenso seltsam wie bei *Halictus*.

3. Kap. Die Geschlechtsbestimmungsweise bei anderen Bienen mit mehreren Generationen pro Jahr.

Es fragt sich nun, ob außer *Sphecodes* noch weitere Genera unter den höheren Hymenopteren, soweit sie bekannt sind, der *Halictus*-Gruppe in dieser eigenartigen Geschlechtsbestimmungsweise gleichen. Diese Antwort ist schon deswegen mit einiger Vorsicht zu geben, weil wir von manchen Genera kaum mehr als den Namen und die Beschreibung vereinzelter Typen kennen. Da aber gerade bei den neueren Apidologen die Systematik sich an der Biologie orientiert, können unbedenklich manche fernerstehende Genera außer acht gelassen werden, man kennt dann doch meistens die Biologie eines Vertreters der Gruppe, zu der die betreffenden gehören. Auf der anderen Seite sind gerade für unsere Frage eine langjährige, andauernde Beobachtung und sorgfältige Statistik oder stete Untersuchungen direkt an den Nestern der Brut nötig, so daß die folgenden Ausführungen nicht Anspruch auf die relative Vollständigkeit machen können, die schließlich wünschenswert wäre.

Zunächst können wir alle Genera ausscheiden, die jährlich nur eine Generation hervorbringen. An sich könnte sich ein Generationswechsel auf mehrere Jahre erstrecken, dann müßte es aber Jahre geben, in denen von den betreffenden Species nichts anderes fliegt als Weibchen. Hierüber ist nichts bekannt geworden. Die Vorkommnisse wären auch der vielen Fehlerquellen wegen in seltenen Fällen lehrreich. Es kommt z. B. vor, daß die Zahl der Generationen lokal variiert, und noch häufiger, daß die Entwicklung ohne erkennbaren Grund ruht, daß die Stadien überliegen (bei *Anthophora* bis zu 3 Jahren).

Die Zahl der Genera, die jährlich sicher mehr als eine Generation aufweisen, ist gering. Es sind nur *Andrena* und *Nomada* (Friese, 1891). *Psithyrus* hat offenbar ebensowenig wie *Bombus* (über eine mögliche Ausnahme vgl. Armbruster, 1914) mehrere Generationen, und wenn sie dort vorkämen, wäre bei direktem Vergleich große Vorsicht nötig!

Bei all diesen findet offenbar kein Generationswechsel statt. Die *Andrena*-Männchen sind unsere ersten Bienen im Frühjahr, während, wie wir sahen, bei *Halictus* und *Sphecodes* die Männchen im

Frühjahr ganz fehlen. Mit den *Andrena*-Männchen lauern bei den *Andrena*-Nestern auch die Männchen früher *Nomada*-Arten, ganz anders als bei *Halictus* und *Sphecodes*.

Mit Hilfe eine Flugstatistik ließe sich im einzelnen leicht belegen, daß bei allen (nicht gar zu seltenen) *Andrena*- und *Nomada*-Arten, sowohl bei der ersten als auch bei der 2. Generation, neben den Weibchen auch Männchen fliegen.

Von den 47 deutschen Andrenen gibt ALFKEN (1913) 12 Arten mit jährlich 2 Generationen an:

Andrena carbonaria L.	*Andrena nana* K.
— *tibialis* K.	— *sericea* CHR.
— *rosae* PZ.	— *argentata* F.
— *thoracia* F.	— *propinqua* SCHCK.
— *gwynana* K.	— *flavipes* PZ.
— *parvula* K.	— *afzeliella* K.

Für all diese Arten ausgenommen *tibialis*, *rosae* und *nana* bestätigt A. C. W. WAGNER, 1914 das Vorkommen einer 2. Generation.

Unter den oben genannten könnten es nach ALFKEN möglicherweise die Arten *carbonaria* L., *parvula* K., *sericea* CHR. auf 3 Generationen im Jahr bringen. Der Autor gibt die Vermutung aber nur mit aller Reserve wieder. Die von ihm angegebenen Flugzeiten zwingen nicht zur Annahme von 3 Generationen. Bei der Revision der Species *parvula* dürfte diese 3. Generation sicher fallen bzw. anders erklärt werden. Daß es daneben bei *Andrena* sicher Arten mit nur einer Generation gibt, stets vertreten in beiden Geschlechtern, kann ich bestätigen z. B. für *Andrena vaga* PANZ. (*ovina* KLG.) auf Grund mehrjähriger Beobachtungen am Nest.

Sofern mehr als 2 Generationen pro Jahr vorhanden sind, stehen die Geschlechtsverhältnisse von *Andrena* mit denen von *Halictus* und *Sphecodes* in einiger Beziehung. Sie leiten aber dadurch, daß nur sexuelle Generationen vorkommen, zu den bekannten, bei den anderen Apiden üblichen hinüber und dies um so mehr, als innerhalb des Genus die einen Arten zwei Generationen, die anderen (höheren??) nur noch eine besitzen, wie weitaus die meisten Apiden bis hinauf zu den Hummeln. Wollte man sich die naheliegende Frage vorlegen, ob eine Generation unterdrückt ist und welche, so ist hier begreiflicherweise nur eine vorsichtige Antwort am Platz. Die meisten Andrenen mit einer Generation sind ausgesprochene Frühjahrbienen (Hauptflugzeit April/Mai), man könnte darum auf

den Gedanken kommen, die Herbstgeneration sei unterdrückt, es fehlt aber nicht an spät fliegenden Formen, z. B. *Andrena hattorfiana* F., *marginata* F., *shavella* K., *tarsata* Nyl., *fuscipes* K., *nigriceps* K., *bremensis* Alfk., *denticulata* K. (Hauptflugzeit August).

Das andere hier in Frage kommende Bienengenus *Nomada* (Schmiedeknecht, 1882; Friese, 1891) gehört zu den Schmarotzerbienen, bei denen man in der Deutung biologischer und stammesgeschichtlicher Dinge besonders vorsichtig und behutsam sein muß. Von 7 (unter 31) Arten finden sich bei Alfken mehr als eine Generation verzeichnet, nämlich von:

Nomada goodeniana K.
— *lineola* Panz.
— *fucata* Panz.
— *rhenana* F. Mor.
Nomada alboguttata H.-Sch.
— *flavoguttata* K.
— *fabriciana* L.

Bei den zwei letzten kämen nach Alfken möglicherweise 3 Generationen in Betracht; Wagner verzeichnet jedoch auch nur 2 Generationen. Die letzte Art soll nach Alfken in der zweiten Generation „viel seltener“ auftreten. Zu allen Zeiten des Jahres, wo Blumen blühen, fliegen *Nomada*-Arten, die meisten sind aber ausgesprochene Frühjahrsbienen; höchstens mitten im Jahr, etwa Ende Juni, Anfang Juli, kann man wohl von einer gewissen *Nomada*-Flugpause reden. Die frühen Arten bzw. die ersten Generationen sind im allgemeinen schon verschwunden, während die meisten späten Arten, bzw. zweiten Generationen, noch nicht erschienen sind. (Smith, 1856; Schmiedeknecht, 1882; Friese, 1891; Alfken, 1913.)

Daß die artenreiche Gattung *Nomada* fast ausschließlich bei *Andrena* (vereinzelt auch bei *Eucera*, *Halictus*, *Panurgus*) schmarotzt, ist schon lange aufgefallen, z. B. F. Smith (1856), und mit der Zeit konnte man für viele *Nomada*-Arten ganz bestimmte *Adrena*-Species als bevorzugte Wirtsarten feststellen. Da sie den *Andrena*-Arten, wenn nicht in genetischer (vgl. unten), so doch in biologischer Hinsicht nahestehen, ist die Übereinstimmung in der Fortpflanzungsbiologie speziell das Vorkommen von 2 Generationen auf alle Fälle wohl begreiflich.

Nomada fabriciana L. hat z. B. ebenso wie ihr Wirt (*Andrena gwynana*) 2 Generationen, ähnlich *Nomada alboguttata* H. Sch. (*Andrena argentata*). In anderen Fällen scheint die 2. *Nomada*-Generation den Wirt zu wechseln (*Nomada flavoguttata*).

Die übrigen Bienen haben, soweit wir überhaupt etwas Genaueres wissen, bei uns normalerweise eine Generation und zwar stets eine sexuelle mit dem normalen Geschlechtsverhältnis 1 : 1. Auch die eben genannten *Andrena-* und *Nomada*-Arten haben nur sexuelle Generationen, manche Arten freilich, wie gesagt, 2 pro Jahr.

4. Kap. Die Sonderstellung von *Halictus* und *Sphecodes.*

Am weitesten abseits stehen, wie wir sahen, *Halictus* und *Sphecodes* mit ihrem für Bienen unerhörten Generationswechsel. Nehmen letztere beiden Arten auch in anderer Hinsicht eine Sonderstellung ein, so daß die Eigenart der Fortpflanzungsverhältnisse begreiflicher erscheint? Sind *Halictus* und *Sphecodes* ein aberranter Zweig der Bienenfamilie, der sich vom gemeinsamen Stamm scharf trennte und etwa degenerierte, wenigstens „aus der Art schlug“, oder ist das Verhalten besonders primitiv und ursprünglich und aus diesem Grunde nicht wie das der anderen, der späteren?

Wir wollen uns darum die Fragen vorlegen:

1. Nehmen *Halictus* (und *Sphecodes*) auch in anderer Hinsicht, nicht nur wegen ihres Generationswechsels, eine Sonderstellung ein?
2. Welches ist die Stellung von *Halictus* zur „Urbiene“ *Sphecodes*?

a) Biologische Sonderstellung von *Halictus.*

Die biologische Sonderstellung von *Halictus* dürfte außer Zweifel stehen. Abgesehen von dem natürlich am meisten hervorstechenden Generationswechsel, sind es die eigenartigen, zum Teil schon oben kurz erwähnten Verhältnisse des Nestbaues, wie sie bei den höchsten *Halictus*-Arten am deutlichsten hervortreten. Bei diesen bauen die Weibchen an mehreren Zellen auf einmal, versorgen mehrere Zellen zugleich und legen die Eier schubweise. Die Zellen werden nicht am Ende des Schachtes traubenförmig angeordnet ausgegraben, sondern der unterste Teil des Schachtes bleibt eine Art Sackgasse („Notgang“ s. Taf. 15 Fig. 3 u. 1). Dabei bleibt es nicht, um die Zellengruppe wird eine Höhle gegraben (vgl. Taf. 15 Fig. 4 u. 5), und die Zellengruppe wird an ihrer Außenseite mehr oder weniger sorgfältig bearbeitet. Außer der Gattung *Allodape* und einer exotischen *Lithurgus*(?)-Art (Friese, 1905) gibt es unter den solitären Sammelbienen keine, welche ähnlich weitgehende Eigenarten im Nestbau aufweisen (vgl. auch unten bezüglich einiger Verwandter von *Halictus*).

Die unausgeprägte Proterandrie, die Nichtbefolgung der Regel: beim Gelege erst die Weibchen, dann die Männchen, die keineswegs deutlichen Größenunterschiede zwischen den Geschlechtern, wurde oben schon erwähnt.

Sehr bemerkenswert ist sodann der Arten- und Formenreichtum, d. h. die in jeder Hinsicht große Variabilität der Gattung *Halictus*. Sie ist nicht nur das größte, sondern zugleich auch das für den Systematiker schwierigste aller Bienengenera (vgl. Ducke, 1913). Daß die Größe in den weitesten Grenzen schwankt, will weniger besagen (vgl. z. B. *Trigona*) als z. B. die Rüssellänge. Wenn wir bei den höchsten *Halictus*-Species eine Art von Waben „Grabwaben" finden, bei den niedersten die einfachsten Erdnester, so stimmt damit nur überein, wenn wir an der Hand der Messungsresultate von Altens (1910) feststellen können, daß die pilzhutförmigen Körper des Gehirns, das hauptsächlichste Reflex- und Assoziationszentrum, bei den höchsten *Halictus*-Arten kaum weniger entwickelt ist als bei der Königin von *Apis mellifica*, jedenfalls deutlich besser als bei den Drohnen (*Apis mellifica* ♂).

Die obere Grenze der Gehirnentwicklung bei *Halictus* ist auffallend hoch gerückt. Da aber bei der nahe verwandten *Andrena* die Entwicklung des Gehirns, insbesondere der pilzhutförmigen Körper, beträchtlich schwankt, ist es sehr wahrscheinlich, daß das gleiche, und zwar zum mindesten im selben Maße, bei *Halictus* stattfindet. Man ist bis jetzt auf Vermutungen angewiesen, da Messungen vorerst nur bei höheren *Halictus*-Arten vorgenommen sind. Auch die männlichen Copulationsorgane variieren nach Strohl's Figuren (1908) bei *Halictus* nicht unbeträchtlich.

Bei den kleineren Arten herrscht zum Schrecken der Systematiker ähnlich wie bei *Sphecodes* die größte Einförmigkeit. Von den morphologischen, für die Systematik verwerteten Eigentümlichkeiten ist die kahle Längsfurche des 5. Rückensegments („Furchenbiene" = *Halictus*) und der stark nach innen gekrümmte Basalnerv hervorzuheben. Für das erstere lassen sich Varianten namhaft machen: die Furche ist als klaffender Spalt ausgebildet, nach Smith (1853) [s. Perez, 1883] bei *Megalopha*, halbverwachsen ist der Spalt bei *Augochlora* (beides neotropische Abzweigungen von *Halictus*). Letzteres Kennzeichen kommt *Halictus* und *Sphecodes* zugleich zu. *Halictus* ist demnach ein in sich keineswegs einheitlich geschlossenes, von den übrigen Bienen aber mit Ausnahme von

Sphecodes (und einigen exotischen Zweig- bzw. Subgenera) in vielfacher Hinsicht deutlich abgegrenztes Genus.

b) Stellung von *Halictus* zu *Sphecodes*.

1. *Sphecodes* keine Sammelbiene.

Wenn wir die Stellung von *Halictus* zu *Sphecodes* betrachten wollen, müssen wir eine alte Streitfrage wieder aufgreifen, die ebensowenig unwichtig ist, wie sie bis jetzt entschieden erschien, die Frage: ist *Sphecodes* wie *Hacictus* eine selbständige Sammelbiene, oder ist *Sphecodus* ein Schmarotzer?

Die früheren Autoren WALKENAER (1817), LEPELETIER (1841), BREITENBACH (1878), PEREZ (1879 ff.), PERKINS (1887 ff.), FERTON (1890 ff.), MARCHAL (1890 ff.), MORICE (1891) sprechen sich mehr oder weniger deutlich dafür aus, daß *Sphecodes* ein Schmarotzer von *Halictus* sei, oder stützen wenigstens eine derartige Annahme durch Wiedergabe von Beobachtungen, die dafür sprechen, z. B. Eindringen von *Sphecodes*-Weibchen in *Halictus*-Nester, Kämpfe der beiden Genera, Vorkommen von *Sphecodes*-Brut in *Halictus*-Zellen.

MORICE (1891) meint z. B. trotz einigen Vorbehalts: „Wenn ich alles bedenke, was über die Gewohnheiten von *Sphecodes* bis jetzt geschrieben ist und was ich selbst darüber beobachtet habe, so scheint mir die Hypothese des Parasitismus die alles am besten erklärende zu sein."

v. BUTTEL-REEPEN (1903) spricht sich sehr zurückhaltend („eine zum Parasitismus übergehende Art?"), FRIESE an mehreren Stellen deutlich gegen die Theorie des Parasitismus aus. Der Grund, warum die deutschen Zoologen fast samt und sonders *Sphecodes* zu den Sammelbienen und zwar zu den Urbienen rechnen, scheint mir auf den nachhaltigen Einfluß der vielbeachteten Abhandlung HERMANN MÜLLER's [1]) zurückzuführen zu sein, welcher der Gattung *Sphecodes* in morphologischer Hinsicht, z. B. des schwach entwickelten Beinsammelapparats und der Zungenform wegen, eine wichtige Zwischenstellung zuwies zur Ausfüllung der deutlich empfundenen Lücke zwischen der Urbiene *Prosopis* und den niederen Beinsammlern. Eine Bestätigung seiner Anschauungen glaubte HERMANN MÜLLER in den Angaben von F. SMITH (1855) erblicken zu dürfen, die aber offenbar nicht beweiskräftig sind. H. MÜLLER äußerte sich BREITENBACH

1) 1872, Anwendung der DARWIN'schen Lehre auf Bienen.

gegenüber (Breitenbach, 1878): „Ich selbst bin immer der Meinung gewesen, daß *Sphecodes* eine selbstsammelnde Biene wäre, die ebenso wie *Prosopis* Blütenstaub und Honig mit dem Munde einsammle und ausspeie."

Sphecodes hat zweifellos einen verschwindend unscheinbaren Sammelapparat, aber dieser Mangel ist anders zu erklären als bei *Prosopis*. Letzteres Bienengenus hat einen einigermaßen leistungsfähigen Ersatz für jeglichen Bein- oder Bauchsammelapparat, wie ich bald hoffe zeigen zu können. Auch hoffe ich auf andere Zwischenglieder zwischen *Prosopis* und den niederen Beinsammlern hinweisen zu können.

Sphecodes aber braucht einen Sammelapparat nicht, denn *Sphecodes* ist ein Schmarotzer, der in die nächste Nähe von *Halictus* zu stellen ist und auch bei ihm in allererster Linie schmarotzt.

Diese Frage ist vor allem durch Beobachtungen zu entscheiden; wenn v. Buttel-Reepen (1903) weitere Beobachtungen für notwendig hält, so dürften inzwischen wertvolle Belege in großer Zahl veröffentlicht worden sein.[1]) Und die neueren Beobachtungen stimmen aufs schönste mit den älteren, bis ins einzelne geschilderten oben nur summarisch wiedergegebenen Wahrnehmungen sehr wohl überein. Die Angaben, welche z. B. Alfken und Wagner über die Wirte der einzelnen *Sphecodes*-Arten machen, finden sich in der Tabelle statistisch mitverarbeitet. Es spricht ferner die Erfahrung dafür, die jeder Apidologe und Blütenbiologe macht, daß man die *Sphecodes*-Arten, obschon sie nicht selten sind, sehr selten an den Blumen trifft, im Gegensatz zu *Prosopis*, die z. B. nach H. Müller noch weniger für den Blütenbesuch ausgerüstet ist. Vor allem aber hat man noch nie *Sphecodes*-Nester gefunden, obschon man sie schon lange vermißt und sucht und obschon man die Nester der nächstverwandten kennt, und man kann sagen, auch die vieler Bienen, welche seltener sind, weniger Interesse bieten als *Sphecodes*. Umgekehrt hat man schon *Sphecodes*-Brut aus *Halictus*-Zellen gezogen (Breitenbach, 1878 gegen Friese, 1891).

Wegen der außerordentlichen Einförmigkeit, verbunden mit einer großen Variabilität in unwichtigen Einzelheiten, ist *Sphecodes* nicht minder als *Halictus* ein Kreuz für die Systematiker: Sichel untersuchte 3000 Belegexemplare von *Sphecodes* und entschloß sich

---

1) Neuerdings wurde das Schmarotzertum bestätigt durch wiederholte Beobachtungen an meiner *Halictus*-Kolonie.

für 3 Arten. Aus einem Teil des Sichel'schen Materials stellte Förster 150 Arten auf (Marchal, 1890)!

Auch die beträchtlichen Schwankungen in der individuellen Größe innerhalb einer Species, die besonders bei Schmarotzern sich geltend machen, weil ihnen nicht die eigene Mutter die Futtermenge festsetzt, finden sich sehr deutlich bei *Sphecodes.*

2. *Sphecodes* keine Urbiene.

Es wurde noch von keinem Bienenkenner der Theorie widersprochen, daß die Schmarotzerbienen sich von Sammelbienen und zwar an verschiedenen Stellen, d. h. von verschiedenen und verschieden hoch entwickelten Genusgruppen, abgezweigt haben und bei den Genera, bei denen sie sich abspalteten, auch in erster Linie zu schmarotzen pflegen.

Manche morphologische und biologische Züge sind bei den Schmarotzerbienen auffallend einfach, sie sind aber deswegen keineswegs ursprünglich, sondern es handelt sich dabei um Degenerationserscheinungen.

Das Genus *Sphecodes* hat so gut wie gar keinen Sammelapparat, es hat zwar eine spitze, aber äußerst kurze, keineswegs eine leistungsfähige Zunge, entwickelt dementsprechend eine ganz geringe Blumentätigkeit und hätte für alle Fälle eine so unbedeutende Nestbautätigkeit, daß die Nester noch nie jemand aufgefallen sind (nach obiger Feststellung baut *Sphecodes* überhaupt nicht).

Sphecodes hat denn auch, wenigstens im weiblichen Geschlecht (nur dieses ist leider bis jetzt bekannt), ein Gehirn von sehr tiefstehendem Typus. All das ist wohl begreiflich, wenn *Sphecodes,* wie wir ja sahen, Schmarotzer ist.

Der Schluß Hermann Müller's, *Sphecodes* sei eine Urbiene, ist freilich dann nicht zutreffend. *Sphecodes* erscheint ohne Zweifel als tiefstehende Biene, ist aber eine solche, weil er von einer höheren Stufe herabgesunken ist; er ist eine degenerierte Sammelbiene. Es soll damit weder gesagt sein, daß sie eine besonders hohe Stufe inne hatte, noch daß nie und in keinem Fall mehr eine *Sphecodes*-Art oder -Rasse irgendwie sammelt (nach v. Buttel-Reepen könnte *Sphecodes* eine „zum Parasitismus übergehende sein").

Als Wirtsart kommt nach den bisherigen Beobachtungen weitaus an erster Stelle *Halictus* in Betracht. Damit stimmt denn auch aufs schönste überein die unverkennbar nahen morphologischen, biologischen und physiologischen Beziehungen zwischen

Sphecodes (dem Schmarotzer) und *Halictus* (dem Wirt), so daß auch von diesen Beobachtungen aus sich nichts näher legt als der Schluß: *Sphecodes* ist ein degenerierter *Halictus* oder auch, wenn man will, ein degenerierter Pro-*Halictus*.

In allgemein morphologischer Hinsicht besteht zwischen *Halictus* und *Specodes* eine derart weitgehende Übereinstimmung, daß, wie A. Ducke (1914) treffend bemerkt, *Sphecodes* nichts weiter ist als ein *Halictus* ohne Sammelapparat.

Im einzelnen kann zunächst auf die Darlegungen von Perez (1883) verwiesen werden. Nach Demoll (1908) erinnert ferner „*Sphecodes* in seinen Mundteilen sehr an *Halictus*, doch sind sie hier (bei *Sphecodes* L. A.) noch etwas primitiver . . . Die Unterkiefer lassen sich kaum von denen von *Halictus* unterscheiden."

In der meotropischen Region gibt es nach Ducke (1913) grüne *Halictus*-Arten, ebenda gibt es auch metallgrüne Species von *Sphecodes*.

In den von verschiedenen Seiten aufgestellten „Stammbäumen" der Bienenfamilie wird der Gattung *Halictus* zwar ein Platz unter den niedrigen Bienen, keineswegs aber ein ganz niedriger Platz unter denselben angewiesen. *Sphecodes* aber steht, z. B. bei Langhoffer (1898), deutlich getrennt davon an allerunterster Stelle, weil man in ihm eben eine Urbiene erblickte. Es ist befremdend, daß man die beiden Genera auseinanderrückt, obwohl sie offenkundig die engsten Beziehungen aufweisen.

Wenn man aber annimmt: *Sphecodes* ist ein Schmarotzer von *Halictus* und ist aus ihm hervorgegangen, so begreift man die große Verwandtschaft im allgemeinen, den großen Unterschied aber in wenigen einzelnen Punkten, nämlich im Brutversorgungsapparat (Pollenbürste, Rüssel) und Gehirn.

Wie schlecht sich *Sphecodes* unter die Sammelbienen einreihen läßt, zeigt auch aufs deutlichste die sonst sehr verdienstvolle tabellarische Übersicht über die Bienengenera von Ducke (1913). Unter die Sammelbienen eingereiht stört dort *Sphecodes* die klare Übersicht und schöne Ordnung. Ganz anders ist das, wenn man ihn den Schmarotzern zuweist.

Als Probe für die Richtigkeit obiger Aufstellungen darf man wohl einige tiergeographische Erscheinungen anführen.

Das merkwürdige Bienengenus *Megalopta* mit seinen eigenartigen Sonderanpassungen (*Megalopta* ist eine Nachtbiene) ist ein Zweiggenus, und zwar offenbar ein relativ sehr spät losgetrenntes Zweiggenus von *Halictus*. Seine Verbreitung erreicht denn auch

bei weitem nicht die seiner Mutterform, sie ist vielmehr im wesentlichen auf Südamerika beschränkt. So besitzt auch Afrika eine Zweigform von *Halictus*, das Genus *Patellapis* (Friese, 1909). Es liegt kein Grund vor, *Sphecodes* als eine relativ junge Abzweigung von *Halictus* aufzufassen, daß aber nicht *Sphecodes*, sondern umgekehrt *Halictus* die ältere, primitivere Bienenform ist, zeigt sich darin, daß *Halictus* auch *Sphecodes* gegenüber die weitere Verbreitung besitzt. In Australien kommt *Halictus* vor, *Sphecodes* wird dort vermißt.

Der schwerwiegendste Grund für die nahe Verwandtschaft von *Halictus* und *Sphecodes*, die ebenso merkwürdige wie für Bienen einzig dastehende Geschlechtsbestimmungsweise, wurde ganz außer acht gelassen, um auch nicht den Schein eines Zirkelschlusses aufkommen zu lassen. Auch jetzt sei diese Frage, deretwegen wir ja obigen Umweg machten, noch nicht wieder aufgenommen, erst sei der Umweg fortgesetzt, um zu einem Standpunkt zu gelangen, von dem aus wir bequemer und sicherer die Geschlechtsbestimmungsfrage in der allgemeineren, weitgreifenden Fassung, wie wir sie uns vorgelegt haben, überschauen und in Angriff nehmen können.

5. Kap. **Die Halictinae und die Apinae.**

(*Halictus* und *Andrena*.)

Bisher pflegte man *Andrena* entweder als niedrigsten oder als den typischsten Beinsammler (bzw. Schenkelsammler) anzusehen. Zu diesen zählte man dann auch *Halictus*.

Seit Latreille ist man auch vielfach gewohnt, die Andrenidae, (Andrénètes Latr.) den Apidae (Apiaires) gegenüberzustellen und beide zusammen als die Mellifères (auch Anthophila) von den Ravisseurs (auch Rapientia) zu trennen.

Latreille zählt z. B. zu den Andrénètes: *Hylaeus, Colletes, Andrena, Dasypoda, Sphecodes, Halictus* und *Nomia*.

Die Andrenoides Latr., und zwar *Systropha, Panurgus, Xylocopa*, führt er als erste Gruppe der Apiaires „Solitaires“ Latr. auf neben den Dasygastres Latr. (unsere Bauchsammler), Cuculines Latr. (Kukuksbienen) und Scopulipèdes Latr. (unsere höheren Beinsammler: *Eucera, Meliturga, Anthophora, Saropoda, Centris, Epicharis*).

Kirby (1802) nähert sich dagegen, weil er die Zungenform und Zungenlänge zum Einteilungsprinzip macht [vor ihm schon Réaumur], mehr der von Réaumur schon angebahnten und durch Hermann

Müller bekannt gewordenen systematischen Betrachtung der niederen Bienen. Er unterscheidet 2 Untergruppen nämlich: 1. *Melitta*, 2. *Apis*.

Die breitzungigen Bienen der Gruppe *Melitta* trennt er zunächst ab (*Colletes* und *Prosopis*), zu den spitzzungigen rechnet er der Reihe nach a) *Sphecodes*, b) *Halictus*, c) *Andrena*, *Dasypoda*.

Ihm folgt Smith. Er faßt die Obtusilingues und Acutilingues zusammen zur Familie Andrenidae, die auch er der Familie der Apidae (mit den Subfamilien Andrenoides, Cuculinae, Dasygastrae, Scopulipedes) gegenüber stellt.

Colletes und *Prosopis* trennt aus dem gleichen Grund auch z. B. Langhoffer (1898) streng von den übrigen Bienen. Zu unterst stellt er sodann *Sphecodes*, es folgen *Panurginus* und *Macropis*, dann *Andrena*, dann auf etwa gleicher Stufe *Halictoides*, *Halictus* und *Dasypoda*. *Halictus* steht namentlich hier weit ab von *Sphecodes*, wie aus der zwar an sich nicht unfruchtbaren, aber einseitig geübten Untersuchungsweise des Autors begreiflich ist. (Andere Vorschläge Langhoffer's scheinen mir dafür um so bemerkenswerter.)

Von Buttel-Reepen's „Biologischer Stammbaum“, der auf dem Studium der wachsenden, socialen Instinkte in der der Bienenreihe fußt, weist 8 Stufen auf.

Die unterste 1. Stufe umfaßt „*Prosopis* und *Osmia papaveris*“, die 2. „*Andrena*, *Anthophora*, *Chalicodoma*, *Osmia* usw.“ Auf der 3., 4., 5. und 6. kommen *Halictus*-Formen vor, auf der 3. noch neben *Ceratina Xylocopa*, auf der 4. noch neben *Panurgus Osmia*, *Eucera* usw.“ Die 7. Stufe ist rein hypothetisch, die 8. Stufe umfaßt die eigentlichen socialen Formen.

Das Verhältnis von *Halictus* zu den übrigen Bienen, namentlich zu *Andrena*, scheint mir bisher nicht in allem richtig gewürdigt worden zu sein.

Halictus und *Andrena* stehen sich ohne Zweifel nahe, Pollen, Sammelapparate, Mundteile und Copulationsorgane sind nur in Unwesentlichem verschieden. Der ganze Habitus ist derselbe. Manche *Halictus*-Arten (nicht alle!) unterscheiden sich im Nestbau im großen und ganzen nur wenig von *Andrena*. Überall, wo *Andrena* geographisch verbreitet ist, da kommt auch *Halictus* vor. Beide „Genera“ haben 2 Generationen im Jahr, von einzelnen Ausnahmen bei *Andrena* abgesehen; beide sind sehr reich an schwer unterscheidbaren Arten. Im ganzen ist die Variationsbreite beträchtlich, z. B.

in Hinsicht auf die Morphologie und die Anatomie des Gehirns (letzteres bis jetzt nur für *Andrena* voll erwiesen).

Schwieriger ist freilich die Frage zu beantworten: steht *Halictus* oder *Andrena* höher?

Für die höhere Stellung von *Halictus* ließe sich anführen: bei *Halictus* kommen Beispiele von hoch kompliziertem Nestbau vor und im Zusammenhang damit beinahe schon Ansätze von geselligem Leben, ferner kommen Species mit merkwürdig hoch entwickeltem Gehirn vor. *Halictus* ist endlich die Stammform eines Schmarotzers, wenn auch eines primitiv gebauten, während *Andrena* offenbar keine Schmarotzerform abgegeben hat (*Nomada* kommt nicht in Frage).

Für die gegenteilige Ansicht ließen sich aber auch Gründe anführen: *Halictus* hat die einfacheren Mundteile, „die einfachsten Mundteile der Beinsammler" (Demoll, 1908), schließlich auch geringere Haarlocken am Pollensammelapparat. Der Schmarotzer *Sphecodes*, der sich von *Halictus* abgezweigt hat, spricht weniger für die Organisationshöhe als für das Alter von *Halictus*, denn *Sphecodes* ist tatsächlich sehr primitiv.

Die Geschlechtsbestimmungsweise von *Halictus* kommt bei niederen Hymenopteren vor, die von *Andrena* jedoch kaum. *Halictus* ist dann vor allem Kosmopolit, *Andrena* erreicht ebensowenig wie die aus *Halictus* hervorgegangene Schmarotzerform *Sphecodes* diese geographische Verbreitung: *Andrena* fehlt in der neotropischen Region. Für beide Antworten der so gestellten Fragen kann man Gründe anfügen.

Man braucht aber nicht unbedingt zu fragen: ist *Halictus* oder *Andrena* die höhere Form, beide Formen können teilweise parallel gehen. Man könnte in *Andrena* einen Zweig von *Halictus* (ev. von Pro-*Halictus*, wenn man will) sehen, der seinerseits nicht stehen geblieben, sondern neben dem Hauptzweig *Halictus* weitergewachsen ist und sich weiter entfaltet hat. Aber der Hauptzweig scheint mir vor allem *Halictus* zu sein. *Halictus* und seine nächsten Verwandten möchte ich neben das Gros der übrigen solitären Bienen als eigene Untergruppe der Bienen stellen und als Bezeichnung etwa Halictinae vorschlagen, denn die ältere Bezeichnung Andrenidae kann nach Obigem nicht in Betracht kommen.[1]) Wie viele und welche Genera

1) Die Wespenreihe, die Sectio der Rapientia, besitzt schon eine ganze Anzahl Familien, zum wenigsten die 3: Sphegidae, Pompilidae, Vespidae, dazu eventuell die Heterogyna und Chrysididae. Die jüngere Bienenreihe,

zur Unterfamilie der Halictinae gehören — offenbar einige der erwähnten exotischen Genera —, wage ich zwar zunächst nicht zu entscheiden. Eine Gruppe der Halictoides (statt Andrenoides LATR.) bei den Apidae in engerem Sinne wird man vielleicht beibehalten müssen (vgl. das System von LATREILLE-SMITH). Jedenfalls scheinen mir in erster Linie die Bienen mit 2 Generationen in Frage zu kommen (ausgenommen wohl *Nomada*), und jedenfalls kann man daran denken, ob man nicht das „Genus" *Halictus*, das größte Bienengenus, das so unhomogen ist z. B. in biologischer Hinsicht, namentlich im Nestbau (= Einteilungsprinzip bei Wespen), in der Entwicklung socialer Instinkte und wahrscheinlich auch hinsichtlich der Gehirnanatomie, aufspalten soll in mehrere Genera. So könnte man dann eine biologische Reihe bei den eigentlichen Apinae und auch eine solche bei den (in anderer Hinsicht durchschnittlich niedrigeren) Halictinae aufstellen. Das scheint mir der richtige Gedanke zu sein, der dem „biologischen Stammbaum" v. BUTTEL-REEPEN's zugrunde liegt.

Damit würde dann wohl übereinstimmen, daß wir gerade bei den Halictinae, wenigstens bei deren typischem Vertreter *Halictus* (mit *Sphecodes*), eine Geschlechtsbestimmungsweise vorfinden, die ohne Zweifel einen primitiven Hymenopterentypus darstellt. Schon das Vorhandensein eines so absonderlichen Geschlechtsbestimmuugstypus wäre meines Erachtens allein Grund genug, an eine deutliche Absonderung von *Halictus* bzw. der Halictinae zu denken.

6. Kap. **Die Geschlechtsbestimmungsweise bei den Halictinae und den übrigen Hymenopteren.**

Wenn nach Obigem die Halictinae ein eigener, selbständiger Zweig der Bienenreihe ist, eine Unterfamilie mit einer abweichenden Geschlechtsbestimmungsweise, dann drängen sich die Fragen auf: läßt sich diese eigenartige Geschlechtsbestimmungsweise auch noch weiter hinauf in der Ordnung der Hymenopteren verfolgen, wenn sich Gründe dafür geltend machen lassen, daß in der Tat diese eigenartige Geschlechtsbestimmungsweise nicht lediglich eine zufällige Abnormität darstellt? Welche Schlüsse lassen sich da auf die Phylogenie der Geschlechtsbestimmungsweise bei Bienen ziehen?

---

die Sectio der Mellifera (Anthophila, Apidae), erhielte dann 2 Unterfamilien: 1. die Halictinae, 2. die Apinae.

Bisher war man, besonders seit Hermann Müller, gewohnt, die Grabwespen als Vorstufe der Bienen zu betrachten. In dieser Allgemeinheit erscheint mir diese Ansicht unrichtig zu sein. Als zuverlässigster Berater in phylogenetischen Hymenopterenstudien hat sich nicht so sehr der Sammelapparat erwiesen, abgesehen davon, daß er sich mehr nur auf die Anthophila anwenden läßt — bei dieser Art zu messen müssen doch die carnivoren Hymenopteren zu kurz kommen —, sondern das Instinktleben und dies um so mehr, als wir für dessen Höhe einen zahlenmäßig erforschbaren Gradmesser haben in den anatomischen Befunden des Gehirns, speziell der pilzhutförmigen Körper.

Wohl ist es plausibel, daß ebenso wie die Blütenpflanzen auch die Blütenhymenopteren verhältnismäßig spät entstanden und hoch entwickelt sind, aber in derselben Zeit sind offenbar auch bei den nach wie vor zahlreichen carnivoren Hymenopteren Veränderungen vor sich gegangen, und zwar in aufsteigender Linie. Es erscheint darum nicht gerechtfertigt, die höchstentwickelten der heutigen solitären, carnivoren Hymenopteren, speziell die Grabwespen, unter die niedrigsten der heutigen solitären Bienen (Blumenwespen) zu stellen. Bei Jedem, der sich vergleichend biologisch mit dem Instinktleben der solitären Bienen und Wespen beschäftigt, dürften ähnliche Zweifel auftauchen.

Die Spezialisierung der Instinkte beim Beutefang, bei der Orientierung, bei dem Nestbau und der Brutaufzucht stehen bei einer Reihe von heutigen Grabwespenarten hinter der bei hochentwickelten Einsiedlerbienen auf keinen Fall zurück. Daß die Wespenreihe parallel neben der Bienenreihe aufsteigt, zeigt sich am besten darin, daß es bei den höheren Formen beider Reihen (es müssen nicht die höchsten sein!) zur Staatenbildung gekommen ist, daß wir in Zusammenhang damit bei beiden Reihen Kunstbauten von hoher Vollendung finden und daß wohl bei beiden Reihen das Schmarotzertum entstanden ist.

Mehr freilich läßt sich zunächst wohl leider nicht sagen, da zwar die socialen Faltenwespen vergleichend biologisch schon ziemlich genau untersucht sind unter physogenetischen Gesichtspunkten, keineswegs aber die Grabwespen, noch viel weniger andere niedrigere Hymenopterenfamilien. So viel Sorgfalt man bis jetzt in dieser Hinsicht auf die Apiden verwendet hat, so sicher würde sie erst dann eigentlich fruchtbar, wenn man zum Vergleich die übrigen Hymenopterenfamilien in ähnlicher Weise durchforschen würde.

Auf alle Fälle steht fest, daß das Gehirn einer unserer höchsten Wespen, der socialen *Vespa vulgaris*, hinsichtlich der pilzhutförmigen Körper, das der stets so hoch gestellten *Apis mellifica* sehr weit hinter sich läßt, daß aber auch die bis jetzt auf die Gehirnausbildung untersuchte solitäre Grabwespe *Crabro cribrarius*, die Urbiene *Prosopis* und deren höher stehende Verwandte *Colletes*, aber auch eine Reihe von Arten aus der Unterfamilie der Halictinae, selbst den monströsen Beinsammler *Xylocopa violacea* übertrifft und an den schon wohl ausgebildeten Bauchsammler *Osmia cornuta* heranreicht.

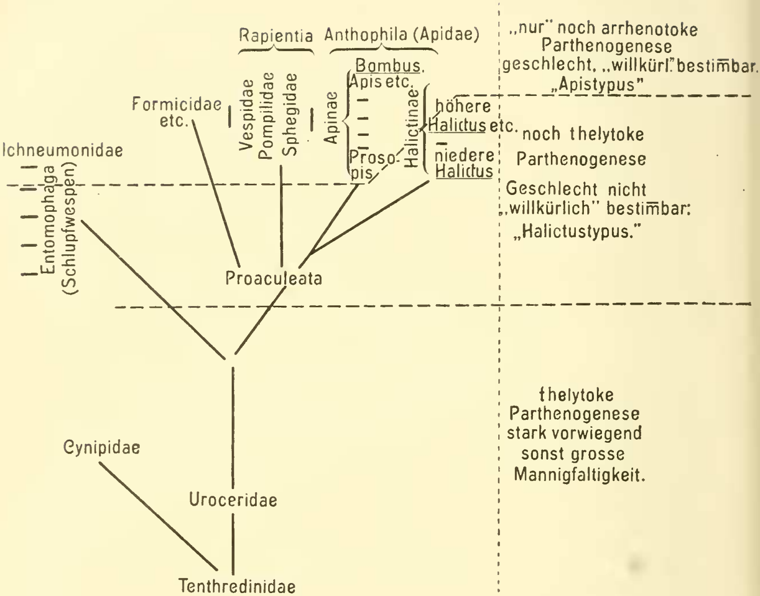
In seinem theoretischen Teil äußert sich v. Alten zur Frage: „Die Wespen (= Faltenwespen. L. A.) zeigen ihrerseits im Bau ihres Gehirns eine so aberrante Form, daß ihre Ableitung von heute lebenden Fossorien gleichfalls nicht mehr möglich ist, auch sie müssen sich bereits von Vorstufen der heutigen Arten, von Profossorien abgezweigt haben. Das Gehirn der heutigen Fossorien ist bereits nach dem *Apis*-Typus gebaut. Von ihnen aus ergibt sich daher ungezwungen der Übergang zu den Archiapiden (vgl. auch H. Müller, Anwendung der Darwin'schen Lehre auf Bienen)."

In diesen Sätzen scheint mir v. Alten nicht durchweg die richtigen Folgerungen aus seinen schönen Beobachtungen und Messungen gezogen zu haben, zumal wenn er die Fossorien in seinem stammbaumähnlichen Schema schlechtweg unter die Archiapiden stellt und zu diesem Zweck ganz aus der Wespenreihe herausgreift (beeinflußt von Hermann Müller).

Die Fossoriengehirne stehen tatsächlich denen der solitären Apiden nahe, aber nicht deswegen, weil sie die nächst tiefere Stufe, sondern weil sie ein paralleler Zweig, eine Schwestergruppe sind, denn sie stehen jedenfalls höher als die der Archiapidae (im Sinne Friese's, 1891). Eine Vorstufe („Profossorien" v. Alten) wird man gezwungen sein anzunehmen (aber nicht aus dem v. Alten'schen Grund). Aus diesen wären dann sowohl einerseits die Apinae und Halictinae abzuleiten, andererseits die Wespenreihe mit den Grabwespen an unterster Stelle. Demnach wäre vorerst das v. Alten'sche Schema, etwa wie Tabelle 4 zeigt, abzuändern.

Bei den Tenthrediniden, den Blattwespen, stehen wir nicht nur beim Ausgangspunkt der Hymenopterenordnung, sondern auch beim Ausgangspunkt der verschiedensten Geschlechtsbestimmungs-Möglichkeiten, denn tatsächlich finden wir hier offenbar schon sehr verschiedene Möglichkeiten verwirklicht, und es gibt Anzeichen

Tabelle 4.



dafür, daß hier manches in auffallend starkem Fluß ist. Sehr vieles gilt es hier noch zu erforschen, nicht wenig scheint mir der Nachprüfung dringend bedürftig.

Leider waren mir die zahlreichen Arbeiten van Rossum's nicht im Original zugänglich, jedoch erschien in neuester Zeit eine Zusammenfassung auch der wichtigsten Ergebnisse van Rossum's bei Enslin (1914).

Bei der Annahme der bekannten Anschauungen über die Bedeutung der Amphimixis werden wir begreiflich finden, daß im Tierreich zunächst die Amphimixis (damit die Erzeugung zweier Geschlechter), dann aber auch der Geschlechtsbestimmungstypus erstrebt wird, der die Möglichkeit der Amphimixis (der Befruchtung) gleichsam automatisch regelt. Diesen Vorteil hat die arrhenotoke Parthenogenese. Sind zuviel Weibchen vorhanden, können also nicht

alle befruchtet werden, dann entstehen bei der jetzt stattfindenden Parthenogenese in der nächsten Generation um so mehr Männchen. Dieser Typus ist offenbar eine Vorstufe zum DZIERZON'schen bei den höheren Hymenopteren. Bei diesen kommt noch dazu, daß befruchtete Weibchen nicht notwendig befruchtete Eier legen müssen, sondern im Gegenteil mehr oder weniger willkürlich verfahren können. Bei dem großen Wert dieses Typus für die Erhaltung der Art werden wir uns nicht wundern, daß er in mehreren Fällen bereits bei Tenthrediniden, dieser labilen Ausgangsgruppe, vorhanden ist, so bei den Arten (nach der Zusammenstellung bei ENSLIN, 1914):

Cimbex lutea L.
— *femorata* L.
Abia nitens L.
Arga coeruleipennis RETZ.
— *rosae* L.
— *berberidis* SCHRANK
Croesus septentrionalis L.
— *latipes* VILL.
Cladius pectinicornis GEOFFR.
Trichiocampus viminalis HG.
Priophorus padi L.
Pteronus ribesii SCOP.
— *miliaris* PANZ.
— *brevivalvis* C. G. THOMS.
— *curtispinis* C. G. THOMS.
Pteronus hypoxanthus FÖRST.
— *melanaspis* HTG.
— *dimidiatus* LEP.
— *pavidus* LEP.
— *salicis* L.
Holcocneme coeruleicarpa HTG.
Amauronematus fallax LEP.
Pristiphora conjugata DOHLB.
— *betulae* RETZ.
— *crassicornis* HTG.
— *geniculata* HTG.
Lophyrus laricis JUR.
— *pini* L.
Emphytus cinctus L.
— *viennensis* SCHRANK

Aber im großen und ganzen ist bei den Tenthredoidea (Blattwespen und Holzwespen) die agame Vermehrung, also rein bis vorwiegend thelytoke Parthenogenese, wie bei der nächsten Gruppe, den Cynipiden, den Gallwespen, sehr verbreitet.

Bei vielen Arten sind überhaupt die Männchen sehr selten. Es gibt Blattwespen, die offenbar auf die Männchen ganz verzichten können. *Eriocampa ovata* L. gedeiht bei uns sehr gut, dabei findet man bei uns keine Männchen. In Ost-Europa pflanzt sich dasselbe Tier auch sexuell fort, dort hat man wenigstens Männchen gefunden.

Agame Fortpflanzung ist nur möglich bei thelytoker Parthenogenese, von einer solchen ist die Rede bei:

Cimbex connata SCHRANK
Pseudoclavellaria amerinae L.
Abia fasciata L.
Empria pulverata RETZ.
Eriocampa ovata L.
Hemichroa alni L.
— *crocea* GEOFFR.
Croesus varus VILL.
Pteronus tibialis NEWM.
— *spireaae* ZADD.

Pontania proxima LES.
Pachynematus conductus HTG.
Pristiphora pallipes LEP.
— *fulvipes* FALL. (durch 7 Generationen gezüchtet)

Männchen, aber nur ganz vereinzelt, sind nachgewiesen für:

Tomostethus ephippium PANZ.
— *luteiventris* KL.
Mesoneura opaca F.
Empria abdominalis F.
Monophadnus albipes GMEL.
— *monticola* HTG.
Holcocneme erichsoni HTG.

Auch der letzte denkbare Fall, die gametotoke Parthenogenese (die unbefruchteten Weibchen bringen sowohl Männchen als Weibchen hervor), die wir bei *Halictus* verwirklicht fanden, wurde von ROSSUM für *Pteronus polyspilus* FÖRST. beschrieben. Weit verbreitet scheint wie bei den Cynipiden das gelegentliche Auftreten vereinzelter Männchen in sonst agamen Zuchten (fast rein thelytoke Parthenogenese) zu sein. Vergleiche auch v. SIEBOLD's (1871) Zuchtresultate No. 13—16, p. 120.

Nach dem Referierten wäre die Mannigfaltigkeit der Geschlechtsbestimmungsweise übergroß. Schwer verständlich, wenn tatsächlich, aber für die Erweiterung unserer cytologischen Kenntnisse über die morphologischen Grundlagen der geschlechtsbestimmenden Ursachen von größtem Interesse wäre es, falls in der Tat innerhalb des Genus von Species zu Species der Geschlechtsbestimmungsmodus so „auffallend" wechseln sollte, z. B. von arrhenotoker Parthenogenese zur thelytoken umschlägt, s. o. z. B. für *Cimbex, Abia, Croesus, Pteronus, Pristiphora.*

Diese Verhältnisse erscheinen darum der Nachuntersuchung wert und bedürftig, vor allem müßte man darauf noch mehr als bisher achten, ob und wie etwa agame Fortpflanzungsweise und geschlechtliche sich ablösen. Das cytologische Studium der Geschlechtsbestimmung wurde durch DONCASTER aufgenommen. Die Resultate aber lauten auch hier sehr verschieden, ja sie sind eher verwirrend als aufklärend, vgl. die Zusammenstellung bei ARMBRUSTER (1913b), p. 293 und das Literaturverzeichnis.

Doch soviel ist sicher und genügt uns hier zu wissen:

1. während bei den höchsten Hymenopteren Fortpflanzung ohne Befruchtung der Weibchen eine Abnormität ist und auch wegen der stets arrhenotoken Parthenogenese verhängnisvoll wird (z. B. für den Imker), ist sie bei den niedersten Hymenopteren, den Blattwespen, weit verbreitet und in vielen Fällen in extremer Weise durchgeführt.

Tabelle 5.

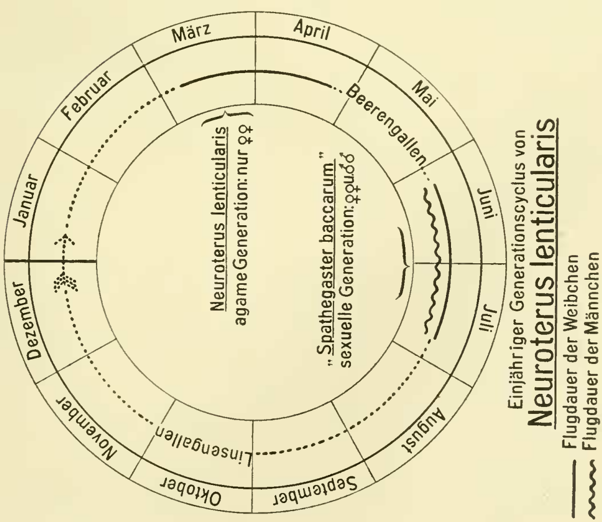
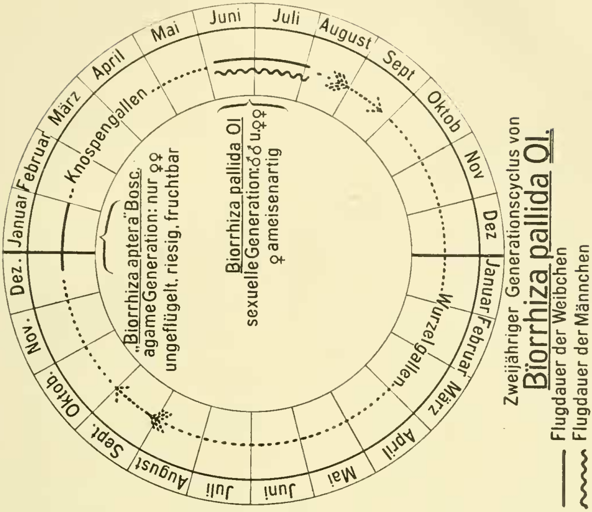


Tabelle 6.



2. es entscheidet die Befruchtung nicht in der Weise wie bei den höchsten Hymenopteren über das Geschlecht,

3. endlich ist offenbar der Generationswechsel, ein Abwechseln zwischen agamen und sexuellen Fortpflanzungsweisen, häufig. Ein solcher Cyclus, der sich immer mit dem Auftreten beider Geschlechter aufs neue eröffnet, kann sich in einem Jahr schließen, da 2 und mehr Generationen im Jahr nichts seltenes sind.

Zum Unterschied gegenüber den anderen höheren Hymenopteren, insbesondere der Apinae, finden wir bei *Halictus* und *Sphecodes* noch in allen 3 Punkten Übereinstimmung mit den niederen Hymenopteren, bei *Andrena* finden sich wenigstens noch mehrere Generationen pro Jahr, worin man auch eine Andeutung von Punkt 3 erblicken mag. *Pteronus polyspilus* Först. z. B. scheint sich überhaupt nicht anders fortzupflanzen als *Halictus*, es fragt sich nur, ob man bei seiner rein weiblichen Generation nicht zwischen Weibchen- und Männchengebärerinnen unterscheiden muß.

Die nächst höhere, in vielfacher Hinsicht isoliert stehende Hymenopterengruppe der Cynipidae oder Gallwespen weist ähnliche Verhältnisse auf. Auch hier überwiegt die agame Fortpflanzung über die sexuelle. Die Männchen sind in vielen Fällen verschwindend selten (s. o. S. 370). Generationswechsel sind meist typisch ausgeprägt und insofern eigenartig weitergebildet, als die einzelnen Generationen nicht nur sexologisch (die eine agam, die andere sexuell), sondern auch biologisch und selbst morphologisch sich sehr stark unterscheiden. Es gibt neben einjährigen Zyklen auch solche von mehrjähriger Dauer; 2 Beispiele seien tabellarisch wiedergegeben (s. o. S. 371).

Im einzelnen verweise ich auf die lehrreiche Zusammenstellung bei Kieffer, 1914.

Als eigene Besonderheit sei noch angeführt, daß die Fortpflanzungsverhältnisse bei *Neuroterus lenticularis*, die auf den ersten Blick denen von *Halictus* so außerordentlich ähneln, nach Doncaster (1910a) dadurch verschieden erscheinen, daß die Weibchen der agamen Frühjahrsgeneration sexuell unterscheidbar sind und zwar in Männchengebärerinnen und Weibchengebärerinnen, während bei *Halictus* ein und dasselbe agame Frühjahrsweibchen Mänchen und Weibchen hervorbringt.

Aus all dem Gesagten folgt, daß wir auch hinsichtlich der Geschlechtsbestimmungsweise von den niedrig stehenden Hymeno-

pterenarten sehr leicht den Übergang zu der *Halictus*-Gruppe finden. Man könnte unbedenklich annehmen, daß die hypothetische Vorstufe, die v. Alten für die höheren Hymenopteren fordert und die ich statt Professores eher Proaculeata nennen möchte, hinsichtlich der Geschlechtsbestimmung noch nicht dem Dzierzon'schen (unter den Aculeaten nur mit der uns beschäftigenden Ausnahme üblichen) Typus, sondern dem *Halictus*-Typus gefolgt sind mit seinen 3 charakteristischen Eigenheiten:

1. Weibchen entstehen auch aus unbefruchteten Eiern.
2. Die Befruchtung entscheidet nicht über das Geschlecht.
3. Die Fortpflanzungsweise wechselt regelmäßig ab.

Von großem Interesse scheint es mir zu sein, auch bei dem anderen Zweig der offenbar relativ hochstehenden Hymenopteren, den Entomophagen, Terebrantien oder Schlupfwespen zu verfolgen, wie sich hier die Geschlechtsbestimmungs-Verhältnisse ausprägten. Wenn auch nur zerstreute Einzelheiten aus dieser verwirrend reichen Gruppe bekannt geworden sind, so sind sie doch bemerkenswert genug.

Auf Grund Verhoeff'scher Daten (1892) habe ich (1913b, Tab. 12) kurz hingewiesen auf den Parallelismus zwischen den Geschlechtsverhältnissen der Ichneumoniden, Apiden und Sphegiden. An die oberste Stelle sind die Ichneumoniden zu stellen. Hier fand auch Chewyreux, 1913, in seinen so lehrreichen Versuchen den Dzierzon'schen Typus schon so schön ausgeprägt wie irgendwo in der Ordnung der Hymenopteren. Die Befruchtung entscheidet also hier schon ganz und gar über das Geschlecht. Die Generationen sind alle sexuell und kein Generationswechsel mehr möglich.

Die Geneigtheit zur Parthenogenese ist auch hier groß, wenigstens soll es, wie Chun 1975 berichtet, vorkommen, daß sich bei *Paniscus testaceus* die Eier bereits vor der Eiablage zu entwickeln beginnen, ein Vorkommnis, das bei der Honigbiene biologisch und vor allem cytologisch noch nie festgestellt worden ist, das aber die Entstehung der Hymenopterenzwitter sehr plausibel machen würde (vgl. z. B. Armbruster, 1913b, p. 267). Pampel (1914), ein Schüler Chun's, gibt denn auch an, er habe bei *Paniscus* und *Dispetes* zum Unterschied von den übrigen Ichneumoniden kein Receptatulum seminis gefunden.

Ähnlich scheint bei den Chalcididen die Befruchtung eine wichtige Rolle zu spielen. Nach Wassiliew (1907) liegt möglicherweise dieselbe Geschlechtsbestimmungsart wie bei den höheren

Aculcaten, also die DZIERZON'sche, vor. Bei den Chalcididen *Entedon xanthopus* und *Pentartron carpocopsae* entstehen bei Parthenogenese nämlich ausschließlich Männchen, befruchtete Weibchen allein können Männchen und Weibchen erzeugen, und zwar bestand in diesem Fall das Geschlechtsverhältnis (♂ : ♀) = 1 : 15. Weitere Zeit- und Zahlenangaben (Zahl der Versuche?) fehlen leider, so daß nicht ersichtlich ist, ob die auffallende Geschlechtsziffer 1 : 15 etwa eine zufällige Abnormität ist.

Selbst bei den Chalcididen, bei denen die so eigenartige Polyembryonie festgestellt ist, ein Beleg für die Entwicklungsmöglichkeit auch in einem nicht gar zu hohen Seitenzweig der Hymenopteren, liegt offenbar der Fall nicht wesentlich anders: parthenogenetisch abgelegte Eier entwickeln sich nach SILVESTRI (1906) auch unter den ganz abnormen Verhältnissen wie die befruchteten. Sie ergeben z. B. bei *Litomastix truncatellus* DALM. nur Männchen, wie die befruchteten nur Weibchen ergeben. Es gibt freilich hier auch geschlechtslose Larven, aber sie erreichen offenbar ihren Lebenszweck, ohne Imago zu werden, sie müssen wohl ihren geschlechtlichen Geschwistern den Weg ins Freie bahnen und gehen zugrunde, ohne die Verpuppung zu erleben.

Cytologisch macht ihre Erklärung wenig Schwierigkeiten, wenn in der Tat, wie vermutet wird, bei ihrem Aufbau die Abkömmlinge der Urzelle keinen Anteil haben. Das Vorkommen geschlechtsloser Larven wäre also lediglich eine Begleiterscheinung der Polyembryonie, und dieses Vorkommen fiele sexologisch nicht allzu sehr aus dem Rahmen unserer Betrachtung heraus. Höchst bemerkenswert erscheint der Umstand, daß die Polyembryonie nicht nur bei Chalcididen, z. B. bei *Encyrtus fuscicollis* (BUGNION, 1897, MARCHAL, 1898y), *Litomastix truncatellus*, sondern auch bei Poctotrypiden vorkommt (*Polygnotus minutus* MARCH.), während andere Chalcididen und Proctotrypiden die regelrechte Monembryonie aufweisen. Andererseits darf man nicht vergessen, daß die Erscheinungen bei der Polyembryonie zwar äußerst merkwürdig, ihre Erklärung aber durch MARCHAL (1904a) plausibel gemacht worden ist und daß sie sich im Einklang mit dieser Erklärung nicht nur bei entomophagen Hymenopteren, sondern auch selbst bei Vertebraten sich findet.

Bei den Chalcididen mit monembryonaler Entwicklung, z. B. bei *Encyrtus aphidivorus* (der sich bezeichnenderweise in ungünstigeren Bedingungen zu entwickeln pflegt), ergeben unbefruchtete Eier sicher Männchen (SILVESTRI, 1908). Nicht ganz so sicher aber

wahrscheinlich, ist nach SILVESTRI (1908) dasselbe der Fall für *Ageniaspis* (*Encyrtus*) *fuscicollis* (SILVESTRI untersuchte eine andere Varietät als MARCHAL).

Bei dem Braconiden *Lysiphlebus tritici* scheint die Befruchtung noch nicht ganz deutlich und endgültig zu entscheiden. HUNTER, 1910, fand als Geschlechtsproportion unter natürlichen Bedingungen (Zeitangabe?) in einem Fall 5:100, im anderen 35:100.

Bei einer Versuchsreihe mit 21 unbefruchteten Weibchen erhielt er in 14 Fällen ausschließlich Männchen, in 7 Fällen wies die Nachkommenschaft auch Weibchen auf und zwar der Reihe nach:

1	unter	26	Nachkommen
4	„	27	„
3	„	17	„
1	„	22	„
1	„	18	„
1	„	12	„
2	„	27	„

Im ganzen sah er 352 parthenogenetisch entstandene Imagines ausschlüpfen, davon waren 339 Männchen, 13 Weibchen. In einer anderen „ausgedehnten“ Parthenogenese-Versuchsreihe erhielt er nur Männchen.

Bei den Proctotrypiden *Telenomus wassiliewi* oder *T. sokolowi* legten nach WASSILIEW (1904) Weibchen, ohne befruchtet zu sein, ihre Eier in unangestochene Wanzeneier und erzeugten nach 14 bis 16 Tagen parthenogenetisch bei allen Versuchen ausschließlich Männchen (wie viele?). Befruchtete Weibchen von *Telenomus wassiliewi* bzw. *T. sokolowi* produzieren nach WASSILIEW „eine Nachkommenschaft beiderlei Geschlechts, jedoch mit Überwiegen der Weibchen, deren Zahl diejenige der Männchen um das fünffache übertrifft“.

Wenn die Schlußfolgerungen, die WASSILIEW über die Regulierung der Sexualproportionen durch arrhenotoke Parthenogenese anfügt, richtig sind, dann kommt auch das Geschlechtsverhältnis 1:1 vor, und die Geschlechtsbestimmungsweise wäre von der DZIERZONschen (mit etwa derselben Geschlechtsziffer) zum mindesten nicht weit entfernt.

Also auch im Seitenzweig der entomophagen Hymenopteren, in dem wir z. B. nach ALTEN eine Parallelreihe zu den Aculeaten erblicken dürfen oder müssen, der zu beträchtlicher Höhe aufsteigt, sind zwischen der vorwiegend agamen Vermehrung und den sprechen-

sten Beispielen für den Dzierzon'schen Geschlechtsbestimmungstypus so ziemlich alle Übergänge bekannt geworden. Dieser Parallelismus wirft um so mehr Licht auf die Aculeatenreihe, weil erstens die äußeren Bedingungen für die Fortpflanzung, Eiablage und Ontogenese der Entomophagen so verschieden und eigenartig sind, daß hier die Natur selbst sozusagen die Rolle des experimentellen Zoologen übernommen und uns bei der Polyembryonie aufs schönste gezeigt hat, wie epigame Geschlechtsbestimmung so gut wie gar nicht in Betracht kommt, daß vielmehr die Eier schon zu der Zeit, zu der sie befruchtet werden können, eine auspesprochene sexuelle Tendenz besitzen; weil zweitens aus all dem hervorgeht, daß die Geschlechtsbestimmungsverhältnisse trotz oder gar wegen ihrer fundamentalen biologischen Wichtigkeit Veränderungen unterworfen, also nicht unabänderlich starr und erstarrt sind: es sei nochmals daran erinnert, daß bei Chalcididen und Proctotrypiden neben Polyembryonie die Monembryonie vorkommt. Endlich drittens zeigt sich auch hier, daß in schönster Übereinstimmung mit der Aculeatenreihe die Bedeutung der Befruchtung für die Geschlechtsbestimmung, also die Dzierzon'sche Geschlechtsbestimmungsweise, bei den höchsten Gliedern der entomophagen Reihe am ausgeprägtesten ist, daß demnach die thelytoke Parthenogenese, also die ausgesprochenere Parthenogenese, nicht am Ende der Reihe (wie wahrscheinlich anderwärts), sondern offenbar am Anfang steht (natürlich zunächst nur für die Ordnung der Hymenopteren gesprochen).

Aus den obigen Ausführnngen darf man vielleicht noch für die Erforschung der Geschlechtsbestimmung Schlüsse allgemeinerer Art ziehen.

Wenn man die Geschlechtsbestimmungs-Verhältnisse bei den Hymenopteren selbst nur flüchtig im Zusammenhang überblickt, dann versteht man kaum mehr gewisse hartnäckige Angriffe auf die Dzierzon'sche Theorie, z. B. auch die modifizierte neue Secrettheorie O. Dickel's. In mancher Hinsicht ist allerdings die Honigbiene kein günstiges Objekt, um auf rein biologischem Wege (ohne die Cytologie zu befragen) bei ihr allein zu entscheiden, ob es im Tierreich einen so „einfachen, durchsichtigen“ Geschlechtsbestimmungstypus gibt, wie den Dzierzon'schen, bei dem einfach die Befruchtung über das Geschlecht entscheidet. Denn der Fehlerquellen sind bei der Honigbiene gar viele, und wer sich da nicht gleich gefangen gibt, braucht nicht notwendig ein übelwollender Gegner zu sein. Aber eine Reihe ausweichender Verlegenheitshypothesen werden

gegenstandslos, wenn wir auch die übrigen Hymenopteren berücksichtigen. Hätte man es früher und ausgiebiger getan, wäre wohl viel Streit vermieden worden.

Auf der anderen Seite geben die obigen Ausführungen auch den Cytologen recht, die sich nicht einfach damit zufrieden gaben: unbefruchtete Eier geben Männchen, befruchtete ergeben Weibchen, sondern etwa folgende tiefergreifende Fragen aufwarfen: warum spielt gerade die Befruchtung hier eine Rolle, die sie anderwärts nichts spielt, warum kann (z. B. gerade bei *Halictus*) das, was die Befruchtung bewirkt, ohne weiteres auch durch etwas anderes bewirkt werden, wie letzteres allgemein bei der gamotoken (*Halictus*) und thelytoken Parthenogenese (Blattwespen) der Fall ist? Worin liegt aber dann das eigentlich geschlechtsbestimmende Etwas? Ist dieses Etwas nicht vielleicht nur eine geschlechts b e g l e i t e n d e Erscheinung, sondern eine bewirkende, geschlechts b e s t i m m e n d e Ursache. Gerade die vergleichende Übersicht der Hymenopteren-Sexologie erleichtert offenbar die Beantwortung dieser Fragen und ermöglicht es vielleicht, einmal den Dzierzon'schen Geschlechtsbestimmungstypus den übrigen Geschlechtsbestimmungstypen einzugliedern. Zunächst scheint diese Übersicht nur zu bestätigen, daß die hypothetische Annahme von Geschlechtschromosomen auch bei Hymenopteren (Schleip, Armbruster, 1913a) eine Aussicht auf eine einheitliche Erklärung bietet.

Doch damit ist das cytologische Gebiet berührt, das eigens behandelt werden soll. Wenn man bedenkt, daß der Chromosomenzyklus bei Tieren mit Generationswechsel, Cladoceren, Rotatorien, Aphiden nur teilweise bekannt ist und dabei die cytologische Untersuchung der geschlechtsbegleitenden Erscheinungen bzw. Ursachen wegen technischer Schwierigkeiten nur bei den Aphiden vollständiger durchgeführt (in etwa auch bei *Phylloxera*, *Neuroterus*, sodann bei hermaphroditen Nematoden), dann dürfte diese Unsersuchung, für die die ersten Vorbereitungen getroffen sind, sich als wünschenswert erweisen. Das Chromosomenstudium bei Hymenopteren ist zwar schwierig, aber schon fleißig bearbeitet und von Anfang an mit Geschlechtsbestimmungs-Fragen verknüpft worden, und der Generationswechsel, um den es sich handelt, ist von einfacher Art, von offenbarer Konstanz in der Gattung und großer Regelmäßigkeit.

F r e i b u r g i. Br., Ostern 1915.

Vorstehende Ausführungen sind unter ziemlich schwierigen Umständen, wie sie eben der Krieg mit sich bringen kann, zu Papier gebracht worden. Ein größerer Teil der Literatur, namentlich ausländischer, ist mir leider nicht im Original zugänglich gewesen. Zu großem Dank verpflichtet bin ich der K. Universitäts- und Landesbibliothek in Straßburg i. E. und der Gr. Universitätsbibliothek zu Freiburg i. Br., ferner Herrn Prof. DÖDERLEIN, Straßburg, für liebenswürdigstes Entgegenkommen anläßlich meines kurzen Aufenthaltes in der dortigen zoologischen Sammlung, Herrn ED. J. R. SCHOLZ für freundliche Überlassung wertvoller Photogramme, namentlich aber der Direktion des hiesigen Zoologischen Instituts, meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. DOFLEIN.

Literaturverzeichnis.

ALFKEN, J. D., 1902, Die Nomada-Arten Nordwestdeutschlands als Schmarotzer, in: Ztschr. Hymenopt. Dipt., Vol. 2.

—, 1912, Die Bienenfauna von Ostpreußen, in: Schr. phys.-ökonom. Ges. Königsberg, Jg. 53.

—, 1913, Die Bienenfauna von Bremen, in: Abh. nat. Ver. Bremen, Vol. 22.

ALTEN, H. v., 1910, Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns, in: Jena. Ztschr. Naturw. Vol. 46, N. F. 39.

ARMBRUSTER, LUDWIG, 1913a, Ueber die Chromatinverhältnisse bei solitären Bienen und ihre Beziehung zur Frage der Geschlechtsbestimmung, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br., Vol. 20.

—, 1913b, Chromosomverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (Osmia cornuta LATR.). Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage und und zum Reduktionsproblem, in: Arch. Zellforschung, Vol. 11.

—, 1914, Probleme des Hummelstaates, in: Biol. Ctrbl., Vol. 34.

AURIVILLIUS, CHR., 1896, Ueber Zwischenformen zwischen socialen und solitären Bienen, in: Festskr. LILLJEBORG, Upsala.

BRAUN, H., 1910—1911, Biologisches über südafrikanische Hymenopteren, in: Ztschr. wiss. Ins.-Biol., Vol. 6—7.

—, 1913, Biologie südafrikanischer Apiden, ibid., Vol. 9.

BREITENBACH, W., 1878, Ueber Halictus quadricinctus F. und Sphecodes gibbus L., in: Stettin. entom. Ztschr.

BALTZER, F., 1914, Die Bestimmung des Geschlechts nebst Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 22.

BRAUE, AUGUST, 1913, Die Pollensammelapparate der beinsammelnden Bienen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 50.

Bugnion, E., 1891, Recherches sur le développement postembryonnaire, l'anatomie et les moeurs de l'Encyrtus fuscicollis, in: Recueil zool. Suisse, Vol. 5.

—, 1906, La polyembryonie et le déterminisme sexuel, in: Soc. entomol. France, Vol. 21.

v. Buttel-Reepen, 1903, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, sowie Beiträge zur Lebensgeschichte der solitären und socialen Bienen, Leipzig (s. auch in: Biol. Ctrbl., Vol. 23).

—, 1904, Ueber den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.). Ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Präformation, in: Verh. deutsch. zool. Ges.

—, 1906, Apistica. Beiträge zur Systematik, Biologie, sowie zur geschichtlichen und geographischen Verbreitung der Honigbiene (Apis mellifica L.), ihrer Varietäten und der übrigen Apisarten, in: Mitt. zool. Mus. Berlin, Vol. 3.

—, 1911, Atavistische Erscheinungen im Bienenstaat (Apis mellifica L.), in: Congrès internat. Entomol. (Bruxelles).

—, 1915, Leben und Wesen der Bienen, Braunschweig.

Cameron, P., 1889, On the parthenogenesis in the Hymenoptera, in: Trans. nat. Hist. Soc. Glasgow.

Castle, 1904, Sex determination in Bees and Ants, in: Science (N. S.), Vol. 19.

Chewyreux, J., 1913, Le rôle des femelles dans la détermination du sexe et leur descendance dans le groupe des Ichneumonides, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 74, 2 Mitteilungen.

Chun, 1875—1876, Parthenogenese bei Ichneumoniden (Paniscus), in: Ber. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt.

Cockerell, T. D. A., 1909, Descriptions of Hymenoptera from Baltic amber, in: Schr. phys.-ökonom. Ges. Königsberg, Vol. 50.

Correns und Goldschmidt, 1913, Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts, Berlin.

Crawley, W. C., 1911, Parthenogenesis in worker Ants with special reference to two colonies of Lasius niger, in: Trans. entomol. Soc. London.

Cuenot, L., 1899, Sur la détermination du sexe chez les animaux, in: Bull. sc. France Belgique, Vol. 32.

Darwin, Charles, 1859, Die Entstehung der Arten. Deutsche Ausg. Leipzig o. J.

Demoll, R., 1908, Die Mundteile der solitären Apiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 91.

—, 1908, Die Königin von Apis mellifica ein Atavismus, in: Biol. Ctrbl., Vol. 28.

DICKEL, OTTO, 1904, Entstehen Drohnen aus befruchteten Eiern?, in: Bienenwirtsch. Ctrbl., Vol. 40.

—, 1914, Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbes. bei der Honigbiene, in: Biol. Ctrbl., Vol. 34.

DONCASTER, L., 1906, On the maturation of the unfertilised egg, and the fate of the polar bodies in the Tenthredinidae (Saw-flies), in: Quart. Journ. microsc. Sc.

—, 1907, Gametogenesis and fertilisation in Nematus ribesii, ibid., Vol. 51.

—, 1909, Gametogenesis of the sawfly Nematus ribesii. A Correction, in: Nature, Vol. 82.

—, 1910, Gametogenesis of the sawfly Nematus ribesii. A Correction, in: Science (N. S.), Vol. 31.

—, 1910, Gametogenesis of the sawfly Neuroterus lenticularis (Spathegaster baccarum) Part 1 u. 2, in: Proc. Roy. Soc. London, B, Vol. 82 u. 83.

—, 1914, Chromosomes, heredity and sex, in: Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 59.

DUCKE, 1912, Die natürlichen Bienengenera Südamerikas, in: Zool. Jahrb., Vol. 34, Syst.

– , 1914, Ueber Phylogenie und Klassifikation der socialen Vespiden, ibid., Vol. 36, Syst.

EVERSMANN, E., 1846, Die Brutzellen des Hylaeus quadricinctus FABR., in: Bull. naturf. Ges. Moskau, Vol. 19.

ENSLIN, E., 1914, Die Blatt- und Holzwespen (Tenthredinoidea), in: Die Insekten Mitteleuropas, hg. v. SCHRÖDER, Stuttgart, Vol. 3.

FABRE, J. H., 1879—1880, Étude sur les moeurs et la parthénogénèse des Halictes, in: Ann. Sc. nat. (6), Zool., Vol. 9.

FERTON, C. L., 1898, Sur les moeurs des Sphecodes LATR. et des Halictus LATR., in: Bull. Soc. entomol. France, Vol. 4.

—, 1901—1912, Notes detachés sur l'instinct des Hymenopteres mellifères et ravisseurs (7 Parties), in: Ann. Soc. entomol. France, Vol. 70—80.

FRIESE, H., 1889, Die Schmarotzerbienen und ihre Wirte, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Syst.

—, 1891, Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen (Apidae), ibid., Vol. 6.

— 1893, Die Bienenfauna von Deutschland und Ungarn, Berlin.

—, 1895—1901, Die Bienen Europas (Apidae europaeae) nach ihren Gattungen, Arten und Varietäten auf vergleichend morphologisch-biologischer Grundlage, Teil 1—6, Innsbruck und Berlin.

—, 1898—1899, Monographie der Bienengattung Megacilissa, Caupolicana, Diphaglossa und Oxaea, in: Ann. naturh. Hofmus., Wien.

—, 1899, Monographie der Bienengattungen Exomalopsis, Ptilothrix, Melitoma und Tetrapedia, ibid.

Friese, H., 1905, Ein Bienennest mit Vorratskammern (Lithurgus dentipes Sm.), in: Ztschr. wiss. Ins.-Biol., Vol. 1.

—, 1909, Die Bienen Afrikas nach dem Stande unserer heutigen Kenntnisse, in: Jena. Denkschr., Vol. 14. Nachträge, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Syst., 1911 und Vol. 35, 1913.

—, 1911, Megachinilinae, in: Das Tierreich.

—, 1914, Bienenlarven mit Pseudopoden und neue Arten der Gattung Allodape, in: Deutsch. entomol. Ztschr.

Friese, H. u. F. v. Wagner, 1907, Die Hummeln als Zeugen natürlicher Formbildung, in: Zool. Jahrb., Suppl. 7 (Festschr. Weismann).

—, 1910, Zoologische Studien an Hummeln, ibid., Vol. 29.

—, 1912, Zoologische Studien an Hummeln. II, ibid., Suppl. 15 (Festschr. Spengel), Bd. 1.

—, 1914, Zoologische Studien an Hummeln. IIa. Berichtigungen und Ergänzungen zu I u. II nebst theoretischen Bemerkungen zur Methodik der Hummelforschung, ibid., Vol. 37, Syst.

Giard, Alfred, 1898, Sur le développement de Litomastix truncatellus (Dalman), in: Bull. soc. entomol. France.

Handlirsch, Anton, 1906—1908, Die fossilen Insekten und Phylogenie der rezenten Formen, 3 Bde., Leipzig.

—, 1910, Einige interessante Kapitel der Palaeo-Entomologie, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 60.

Heer, Oswald, 1867, Fossile Hymenopteren aus Oeningen und Radoboj, Zürich.

Hertwig, Richard, 1912, Ueber den derzeitigen Stand des Sexualproblems nebst eigenen Untersuchungen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 32.

Hunter, S. J., 1910, On the transition from parthenogenesis to gamogenesis in Aphids and Braconids, in: Science (2), Vol. 31.

v. Jhering, Hermann, 1896, Die Biologie der socialen Vespiden Brasiliens, in: Zool. Anz., Vol. 1.

—, 1903, Biologie der stachellosen Honigbienen Brasiliens, in: Zool. Jahrb., Vol. 19, Syst.

—, 1911, Phylogenie der Honigbienen, in: Zool. Anz., Vol. 38.

—, 1912, Zur Biologie der brasilianischen Meliponiden, in: Ztschr. wiss. Ins.-Biol., Vol. 8.

Jhering, Rudolph, 1903, Zur Frage nach dem Ursprung der Staatenbildung bei den socialen Hymenopteren, in: Zool. Anz., Vol. 27.

—, 1903, Biol. Beobachtungen an brasilianischen Bombusnestern, in: Z. wiss. Ins.-Biol., Vol. 8.

Kieffer, J. J., 1914, Die Gallwespen (Cynipidae), in: Die Insekten Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands, hg. von Chr. Schröder, Stuttgart, Vol. 3.

Knuth, Paul, 1898—1899, Handbuch der Blütenbiologie unter Zugrundelegung von Hermann Müller's Werk: Die Befruchtung der Blumen durch Insekten, 2 Bde., Leipzig.

Kojewnikow, G., 1913—1914, Sur les abeilles hermaphrodites, in: 9. Congrès intern. Zool. (Monaco) (2).

Krueger, Eva, 1913, Fortpflanzung und Keimzellenbildung von Rhabditis aberrans n. sp., in: Z. wiss. Zool., Vol. 105.

Kühn, Alfred, 1908, Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex de Geer und Polyphemus pediculus de Ceer, in: Arch. Zellforschg.. Vol. 1.

Langhoffer, 1898, Beiträge zur Kenntnis der Mundteile der Hymenopteren. I. Apidae, in: Biol. Ctrbl., Vol. 18, Autorreferat.

Latreille, Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des Crustacés, des Arachnides et des Insectes.

Lepeletier de St. Fargeau, 1841, Histoire des Insectes Hyménoptères, Vol. 2, Paris.

Leuckart, Rud., 1857, Zur Kenntnis des Generatiosswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten, Frankfurt.

Lucas, H., 1878, Nidification de Euglossa, in: Ann. Soc. entomol. France, Vol. 8.

Luederwald, 1910, Zur Biologie zweier brasilianischer Bienen, in: Ztschr. wiss. Ins.-Biol.. Vol. 6.

—, 1911, Nestbau von Neocorynura erinnys Schrottky, ibid., Vol. 7.

Ludwig, 1904, Nest und Vorratskammern der Ponape, in: Allg. Ztschr. Entomol., Vol. 9.

MacDonall, R. Stewart, 1907, Parthenogonesis in Lophyrus pini, in: Journ. econ. Biol., Vol. 2.

Marchal, Paul, 1890, Formation d'une espece par le parasitisme. Etude sur le „Sphecodes gibbus“, in: Rev. scient., Paris, Vol. 45.

—, 1898, Le parasitime des Sphecodes, in: Bull. Soc. entomol. France, Vol. 63.

—, 1898, La dissociation de l'oeuf en un grand nombre d'individus distincts chez Encyrtus fuscicollis, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 126.

—, 1899, Comparaison entre les Hyménoptères parasites à développement polyembryonnaire, in: CR. Soc. Biol. Paris (11), Vol. 1.

—, 1904a, Le déterminisme de la polyembryonie et le déterminisme du sexe dans la polyembryonie spécifique des Hyménoptères, ibid., Vol. 56.

—, 1904b, Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites, I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie, in: Arch. Zool. expér. (4), Vol. 2.

Müller, Hermann, 1872, Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen, in: Verh. naturh. Ver. Rheinl., Jg. 29.

—, 1881, Die Entwicklung der Blumenthätigkeit der Insekten, in: Kosmos, Vol. 9.

Nachtsheim, Hans, 1913, Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene, in: Arch. Zellforsch., Vol. 11.

—, 1914, Das Verhalten der Bienenkönigin und anderer Hymenopterenweibchen bei der Eiablage, in: Naturw. Wochenschr. (N. F.), Vol. 13.

—, 1915, Entstehen auch aus befruchteten Bieneneiern Drohnen?, in: Biol. Ctrbl., Vol. 35.

v. Natzmer, G., 1915, Das biogenetische Grundgesetz im Leben der Insektenstaaten, in: Biol. Ctrbl., Vol. 35.

Onions, G. W., 1914, South African „fertile“ worker bees, in: Journ. Union South Africa, Vol. 7.

Oudemans, J. Th., 1903, Ontdekking van de seksuelle generatie by Cynips kollari Htg., in: Entomol. Berichten.

Pampel, W., 1914, Die weiblichen Geschlechtsorgane der Ichneumoniden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 108.

Pauly, A., Ueber Jungfernzeugung bei Cimbex saliceti Fdd., in: Forstl. naturw. Ztschr. Tubeuf, Vol. 1.

Perez, J., 1883, Contributions à la faune des Apiaires de France. II. Parasites, in: Actes Soc. Linn. Bordeaux, Vol. 37.

—, 1895, Sur la prétendue parthénogenèsc des Halictes, ibid., Vol. 48.

Philipps, W. J., Notes on Toxoptera graminum and parthenogenesis of one of its parasites, in: Proc. entomol. Soc. Washington, Vol. 10.

Postel, G., 1910, Premiers états de Plusia moneta F., polyembryonie de son parasite, in: Bull. soc. entomol. France.

Reichenbach, H., 1902, Ueber Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern, in: Biol. Ctrbl., Vol. 22.

Riley, 1907, Polyembryony and sex determination, in: Science (2), Vol. 25.

—, 1907, The parthenogenesis of Encyrtus, ibid., Vol. 25.

Rossum, A. J., 1899, 1899, 1900, 1901, 1902, 1903, 1904, 1905, 1906, 1907, 1908. Zahlreiche Abhandlungen und Notizen über Parthenogenesis bei Blattwespen, in: Tijdschr. Entomol. (*Arge, Cimbex, Chavellaria, Holocneme, Nematus, Periclista, Pristiphora, Pteronus, Selandria, Taxonus, Trichiosoma*).

—, 1906, 1909, do., in: Entomol. Berichten (*Croesus, Pristiphora*).

Schleip, W., 1909, Die Reifung des Eies von Rhodites rosae I. und einige allgemeine Bemerkungen über Chromosomen bei parthogenetischer Fortpflanzung, in: Zool. Anz., Vol. 35.

—, 1912, Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich, in: Erg. Fortschr. Zool., Vol. 3.

Schmiedeknecht, 1882—1886, Apidae Europaeae (Die Bienen Europas), Gumperda und Berlin, Vol. 1 u. 2.

—, 1907, Die Hymenopteren Mitteleuropas, Jena.

SCHOLZ, ED. J. R., 1913, Wespen und Bienen, ihre Lebensgewohnheiten und Bauten, Leipzig.

SCHROTKY, 1892, Ensaio sobre as abelhas solitarias do Brazil, in: Rev. Museu Paulista, 1902.

—, 1913—1914, Die entomologische Literatur Südamerikas 1905—1912 (enthält Verbesserungen), in: Ztschr. wiss. Ins.-Biol., Vol. 9—10.

SEURAT, L. G., 1898, Observation sur les organes génitaux des Braconides, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 7.

SICHEL, 1873, Sur les limites de l'espèce, in: Mém. Soc. Sc. Liège (2), Vol. 3.

v. SIEBOLD, C. TH. E., 1856, Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen, Leipzig.

—, 1871, Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden, Leipzig.

SILVESTRI, FILIPPO, 1905, Un nuovo interessantissimo caso di germinogonia (polyembryonia specifica) in un Imenottero parassita endofago con particolare destino dei globuli e dimorfismo larvale, in: Rendic. Accad. Lincei (5), Vol. 14, Vol. 2.

—, 1906, Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. I. Biologica del Litomastix truncatellus (DALM.), in: Ann. Scuola Agric. Portici, Vol. 6.

—, 1906, Sviluppo dell' Ageniaspis (Encyrtus) fuscicollis (DALM.) THOMS. (Chalcididae), Nota preliminari, in: Atti Accad. Lincei, Rendic., Vol. 15.

—, 1908, Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti 2—4, in: Boll. Lab. zool. Scuola Agric. Portici, Vol. 3.

—, 1911, Notizie preliminari sullo sviluppo del Copidosoma Buyssoni (MEYR) Hymen. Chalcididae, in: Monitore zool. Ital., Vol. 21.

SMITH, FREDERIK, 1855, Catalogue of British Hymenoptera in the collection of the British Museum, Part. I, Apidae, London.

VERHOEFF, C., 1891, Biologische Aphorismen über einige Hymenopteren, Dipteren und Coleopteren, in: Verh. nat. Ver. preuss. Rheinl., Vol. 8.

—, 1892, Beiträge zur Biologie der Hymenoptera, in: Zool. Jahrb., Vol. 6, Syst.

—, 1897, Zur Lebensgeschichte der Gattung Halictus, insbesondere einer Uebergangsform zu socialen Bienen, in: Zool. Anz., Vol. 20.

WAGNER, A. C. W., 1914, Die Bienenfauna der Niederelbe, in: Abh. Ver. naturw. Unterhaltung Hamburg, Vol. 15.

WALKENAER, C. A., 1817, Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des abeilles solitaires qui composent le genre Halicte, Paris.

WASSILIEW, J. W., 1904, Ueber Parthenogenese bei den Arten der Schlupfwespengattung Telenomus, in: Zool. Anz., Vol. 27.

WASSILIEW, J. W., 1907, Ueber neue Fälle von Parthenogenese in der Familie der Chalcididae, in: Ztschr. wiss. Ins.-Biol., Vol. 3.

WEISMANN, 1913, Vorträge über Descendenztheorie, 3. Aufl., Jena (1. Aufl. 1902).

ZANDER, ENOCH, 1911, Der Bau der Biene, Stuttgart.

—, 1913, Das Leben der Biene, Stuttgart.

—, 1914, Das Geschlecht der Bienenlarve, in: Zool. Anz., Vol. 44.

ZIEGLER, 1913, Tierstaaten und Tiergesellschaften, in: Handwörterbuch Naturwiss., Vol. 9, Jena.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 15.

Die Besonderheiten der *Halictus*-Nistweise.

Fig. 1 u. 2. Typus einer Nestanlage der niederen *Halictus*-Arten; Schacht mit Notgang; Anlage und Versorgung mehrerer Zellen zu gleicher Zeit; kein Gewölbe um die Zellengruppe. 1 : 1.

Fig. 1. *Halictus*-Nest in dem stark lößhaltigen Untergrund eines Feldweges, Schacht (ohne Vorbau) senkrecht, nach unten fortgesetzt durch den Notgang. Erstes Stadium der Ausgrabung. Der Verlauf des Schachtes und des Notganges, die Verbreiterung des Schachtes bei der Zellengruppe ist dem Befunde entsprechend schematisch eingezeichnet. Auf dem Blatte liegen schön gearbeitete Futterbälle und ein Stück von einer geglätteten Zellwand.

Fig. 2. Dasselbe Nest in einem weiteren Stadium der Ausgrabung. Die 7 Zellen sind parallel orientiert; in beiden unteren liegen noch die Futterbälle, auf einem derselben klebt noch ein Ei, alle Zellen waren schon verproviantiert, aber noch nicht alle mit einem Ei versehen (anders bei den übrigen solitären Bienen).

Fig. 3—7. Typus der Nestanlagen bei höheren *Halictus*-Arten (*Halictus quadricinctus*); Schacht mit Notgang, ein Gewölbe (Hohlraum) um die Zellengruppe.

Fig. 3. (Aus Scholz, 1913. „Die Anlage des Gewölbes ist begonnen“; der Schacht ist noch nicht aufgegraben, seine Verlängerung nach unten, „Notgang“) ist deutlich zu sehen. ca. 1 : 1.

Fig. 4. Vertikaler Querschnitt durch die Nestanlage, rechts ist der Schacht, links das Gewölbe, in der Mitte die Grabwabe durchschnitten. ca. 1 : 1.

Fig. 5. Das Gewölbe, aus dem die Grabwabe herausgenommen ist; unten der Notgang, darüber die Einmündung des Schachtes. ca. 1 : 1.

Fig. 6. Eine Grabwabe von halb hinten, eine Zelle ist durchschnitten. 1 : 1.

Fig. 7. Eine Grabwabe von vorn, die Zellen sind annähernd parallel orientiert.

Die Präparate der Figg. 6 u. 7 befinden sich in der Zoologischen Sammlung zu Straßburg. Vgl. auch fig. 10 bei v. BUTTEL-REEPEN, 1903.

Die Photogramme der Figg. 3, 4 u. 5 verdanke ich der Liebenswürdigkeit von Herrn ED. J. R. SCHOLZ, Königshütte.